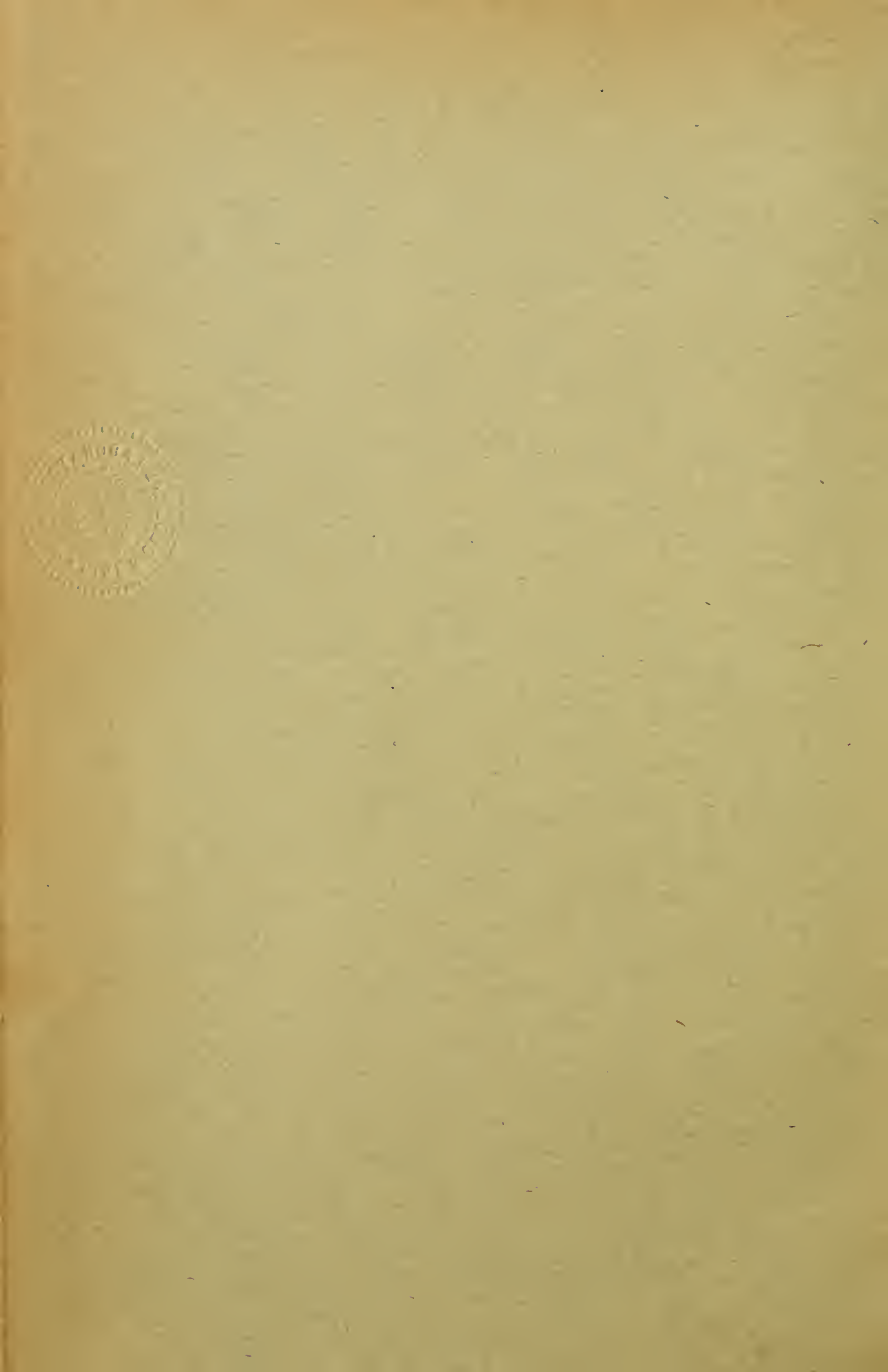




ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

ET GÉNÉRALE

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

ET GÉNÉRALE

HISTOIRE NATURELLE — MORPHOLOGIE — HISTOLOGIE
ÉVOLUTION DES ANIMAUX

FONDÉES PAR

HENRI de LACAZE-DUTHIERS

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

G. PRUVOT
PROFESSEUR A LA SORBONNE
DIRECTEUR DU LABORATOIRE ARAGO

ET

E.-G. RACOVITZA
DOCTEUR ÈS SCIENCES
SOUS-DIRECTEUR DU LABORATOIRE ARAGO

TOME 55

PARIS
LIBRAIRIE H. LE SOUDIER
174, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 174

—

—

1914-1916

TABLE DES MATIÈRES

du tome cinquante-cinquième

(636 pages, X planches, 192 figures)

Notes et Revue

(5 numéros, 109 pages, 31 figures.)

Numéro 1

(Paru le 5 octobre 1915. — Prix : 1 fr. 50.)

Numéro 2

(Paru le 20 octobre 1915. — Prix : 1 fr.)

Numéro 3

(Paru le 20 mars 1916. — Prix : 1 fr. 50.)

Numéro 4

(Paru le 15 mai 1916. — Prix : 2 fr. 50)

Numéro 5

(Paru le 20 juin 1916. — Prix : 2 fr. 50)

TABLE DES MATIÈRES

Fascicule 9

(Paru le 7 février 1916. — Prix : 1 fr. 50.)

Fascicule 10

(Paru le 5 mars 1916. — Prix : 6 fr. 50)

Fascicule 11

(Paru le 25 mai 1916. — Prix : 3 fr. 50.)

Fascicule 12

(Paru le 1er octobre 1916. — Prix : 2 francs.)

Fontenay-aux-Roses. — Imp. L. Bellenand. — 25.442.

ARCHIVES
DE
ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE

FONDÉS PAR
H. DE LACAZE-DUTHIERS

PUBLIÉS SOUS LA DIRECTION DE

G. PRUVOT
Professeur à la Sorbonne
Directeur du Laboratoire Arago

ET

E. G. RACOVITZA
Sous-Directeur du Laboratoire Arago
Docteur ès sciences

Tome 55. NOTES ET REVUE Numéro 1.

I

CARACTÈRE SEXUEL SECONDAIRE CHEZ LES PANORPES

LE RÔLE DES GLANDES SALIVAIRES DES MALES

PAR

L. MERCIER

Chef des travaux de Zoologie à la Faculté des Sciences de Nancy.

Reçu le 26 juin 1914.

On connaît, depuis les observations de BRANTS[1] et de L. DUFOUR[2], le curieux caractère sexuel secondaire que présentent les Panorpes au point de vue des glandes salivaires : la femelle a deux très petites glandes vésiculeuses, tandis que le mâle possède un appareil salivaire extrêmement

1. Je cite BRANTS d'après le « Nouveau manuel d'Anatomie comparée » de C. TH. de SIEBOLD et H. STANNIUS (traduction de A. SPRING et TH. LACORDAIRE, *Paris. Roret* 1850), car je n'ai pu me procurer le mémoire de BRANTS intitulé « Ontleekundige beschouwing van de Schorpionenvlieg *Panorpa communis* » publié dans *Tijschr. voor natuurl. Geschied*, 1839, p. 173.

2. LÉON DUFOUR. — Recherches anatomiques et physiologiques sur les Orthoptères, les Hyménoptères et les Névroptères. (*Mémoires présentés par divers savants à l'Académie royale des Sciences de l'Institut de France.* T. 7, 1841, p. 265.)

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE

FONDÉS PAR

H. DE LACAZE-DUTHIERS

PUBLIÉS SOUS LA DIRECTION DE

G. PRUVOT
Professeur à la Sorbonne
Directeur du Laboratoire Arago

ET

E. G. RACOVITZA
Sous-Directeur du Laboratoire Arago
Docteur ès sciences

Tome 55. NOTES ET REVUE Numéro 1.

I

CARACTÈRE SEXUEL SECONDAIRE CHEZ LES PANORPES

LE RÔLE DES GLANDES SALIVAIRES DES MALES

PAR

L. MERCIER

Chef des travaux de Zoologie à la Faculté des Sciences de Nancy.

Reçu le 26 juin 1914.

On connaît, depuis les observations de Brants[1] et de L. Dufour[2], le curieux caractère sexuel secondaire que présentent les Panorpes au point de vue des glandes salivaires : la femelle a deux très petites glandes vésiculeuses, tandis que le mâle possède un appareil salivaire extrêmement

1. Je cite Brants d'après le « Nouveau manuel d'Anatomie comparée » de C. Th. de Siebold et H. Stannius (traduction de A. Spring et Th. Lacordaire, *Paris. Roret* 1850), car je n'ai pu me procurer le mémoire de Brants intitulé « Ontleekundige beschouwing van de Schorpionenvlieg *Panorpa communis* » publié dans *Tijschr. voor natuurl. Geschied*, 1839, p. 173.

2. Léon Dufour. — Recherches anatomiques et physiologiques sur les Orthoptères, les Hyménoptères et les Névroptères. (*Mémoires présentés par divers savants à l'Académie royale des Sciences de l'Institut de France.* T. 7, 1841, p. 265.)

développé[1]. Cet appareil est formé de deux glandes consistant chacune en trois longs boyaux blancs filiformes qui confluent par le bout ouvert en un réservoir fort court ; les deux réservoirs débouchent dans un tube excréteur commun très étroit qui s'ouvre dans l'arrière-bouche. Bien plus gros que les tubes de Malpighi et, dans leur partie antérieure, égalant parfois le tube digestif en diamètre, les tubes salivaires sont remplis d'un liquide dont la couleur et la consistance sont celles d'un empois d'amidon assez concentré.

L. Dufour, qui après Brants a attiré l'attention sur cette différence anatomique existant entre les mâles et les femelles de Panorpes, avait été frappé par la structure particulière de cet appareil salivaire si différente de celle que l'on observe habituellement chez les autres Insectes ; et le savant entomologiste s'était demandé souvent, pendant ses dissections « s'il n'avait pas dans ce Névroptère des fonctions spéciales, étrangères à la sécrétion pure et simple de la salive, puisqu'il est exclusivement propre au sexe masculin. »

Cette question que L. Dufour s'était posée est, à ma connaissance, demeurée jusqu'à présent sans réponse. Or, depuis bientôt trois ans que j'ai entrepris des recherches sur les Panorpes, j'ai pu réunir un certain nombre d'observations qui montrent que ce curieux dimorphisme anatomique est lié à la physiologie de l'accouplement.

I. — Le développement considérable des glandes salivaires chez les males de Panorpes n'est pas lié a la fonction de nutrition.

Tout d'abord, je me suis proposé de rechercher si le grand développement des glandes salivaires des mâles était en rapport avec la fonction de nutrition. Or, d'après les observations que j'ai pu faire, tant dans la nature qu'au laboratoire, je crois pouvoir affirmer que rien ne différencie les mâles des femelles en ce qui concerne le régime alimentaire.

J'ai vu des mâles et des femelles sucer des cadavres de divers Insectes ; au laboratoire, je conserve très facilement en vie de nombreux couples[2] en les nourrissant exclusivement de viande crue.

D'autre part, les glandes salivaires des mâles ne sont bien développées qu'environ quatre ou cinq jours après l'éclosion de l'imago. Durant les premiers jours, les tubes glandulaires sont très petits et mesurent à peine 2 à 3 mm. de long (mâle de *P. communis* de deux jours, par exemple)

1. J'ai vérifié ce fait chez les quatre espèces de Panorpes que l'on peut capturer aux environs de Nancy: *P. communis* L, *P. germanica* L, *P. alpina* Ramb., *P. cognata* Ramb

2. L'imago vit un mois environ.

tandis que chez un imago de la même espèce âgé de huit jours ils atteignent facilement 12 à 15 mm. de longueur ; et cependant, les jeunes mâles se nourrissent très activement.

Enfin, dernière remarque, je n'ai pas trouvé trace de ce dimorphisme anatomique chez les larves que j'ai élevées et qui ont, elles aussi, le même régime alimentaire que les adultes. Tous ces faits concourent à démontrer que le grand développement des glandes salivaires des mâles de Panorpes

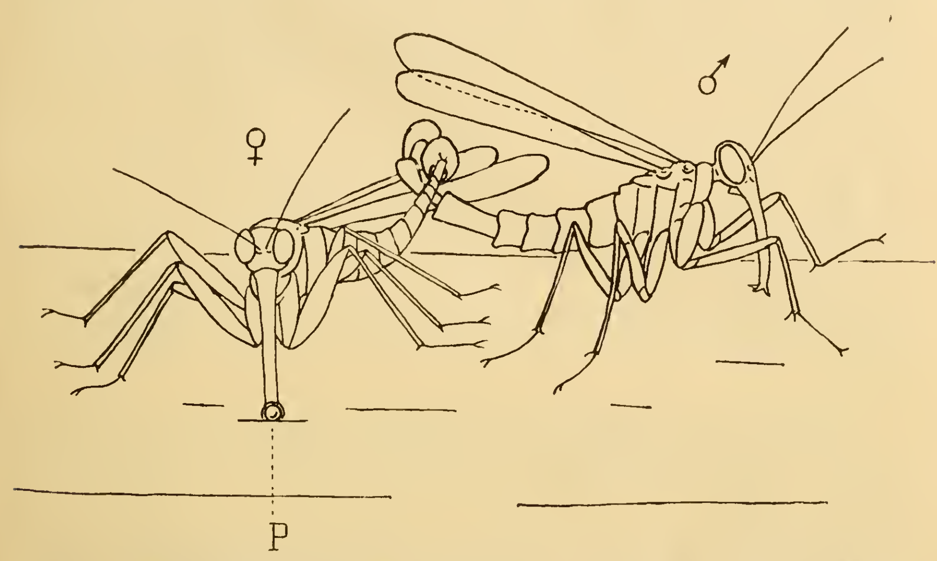


Fig. 1. — Dessin schématique destiné à montrerl a position des deux conjoints pendant l'accouplement. La ♀ lèche la perle de salive P déposée par le ♂.

n'est pas uniquement en rapport avec une « sécrétion pure et simple de la salive » nécessitée par une alimentation différente de celle des femelles.

II. — Le rôle des glandes salivaires des males dans l'accouplement.

Mais ayant remarqué que des mâles de *P. communis*, par exemple, peuvent s'accoupler quatre ou cinq jours après l'éclosion et que c'est précisément à ce moment que les glandes salivaires commencent à prendre tout leur développement, j'ai surveillé de très près l'accouplement et voici le résumé de mes observations en ce qui concerne cette espèce :

Le mâle se montre agité, bat des ailes, remue l'abdomen ; puis il rejette une certaine quantité de liquide salivaire qui se coagule presque instantanément et forme, sur le support où il a été déposé, une petite perle opaline du volume d'une tête d'épingle.

Ceci fait, le mâle s'éloigne à quelques centimètres de cette perle de

salive et de nouveau agite son abdomen et bat des ailes. Bientôt, une femelle s'approche, trouve la gouttelette de liquide salivaire et se met à la triturer avec l'extrémité de son rostre, l'arrosant d'un liquide brun rougeâtre qu'elle rejette de son jabot. Pendant que la femelle, toute à la dégustation de cette substance, se tient immobile, le mâle s'en approche et essaie de lui saisir l'extrémité de l'abdomen avec son armature génitale en forme de pince (figure 1). Si l'accouplement a pu se faire, la femelle continue à triturer la perle de salive, si bien qu'elle parvient à la décoller de son support ; elle la maintient alors très adroitement entre ses pièces buccales, la tournant et la retournant en tous sens ; finalement, elle l'abandonne sous forme d'un petit magma irrégulier. Mais, comme chez les Panorpes l'accouplement dure près d'une heure, tout ne s'arrête pas là ; en effet, à peine la femelle a-t-elle rejeté cette première perle que le mâle en dépose une autre. La femelle vient prendre celle-ci et, occupée à une nouvelle dégustation elle laisse son conjoint poursuivre la copulation. Le fait peut se répéter encore une fois, et j'ai vu un mâle déposer ainsi, étant accouplé, deux perles de liquide salivaire à vingt minutes d'intervalle.

D'après ce qui précède, cette sécrétion salivaire des mâles au moment de l'accouplement paraît jouer le rôle d'un appât qui, immobilisant la femelle, rend possible ou facilite l'accouplement. On sait en effet que chez certains Insectes tels que les *Empis*, les *Bittacus*, par exemple, le mâle saisit la femelle et s'accouple alors que celle-ci est occupée à dévorer une proie. Mais cette curieuse particularité que présentent les Panorpes dans l'accouplement est tout particulièrement à rapprocher d'un phénomène de même ordre qui a été constaté chez un Grillon de l'Amérique du Nord l'*Œcanthus fasciatus* FITCH. Le mâle de cet Insecte présente un caractère sexuel secondaire consistant dans la présence d'une glande spéciale située au centre du métanotum. Or HANCOCK (1905)[1] a constaté, qu'avant de copuler, la femelle monte sur le dos du mâle et lèche le produit de sécrétion de cette glande[2].

Indépendamment du rôle d'appât, la sécrétion salivaire des mâles de Panorpes possède peut-être encore un pouvoir excitant pour les femelles ; ce rôle serait comparable, dans une certaine mesure, à celui que

1. J. L. HANCOCK. — The Habits of the Striped Meadow Cricket (*Œcanthus fasciatus* FITCH). (*Am. Nat.* T. XXXIX, 1905, p. 1).

(2). B. TH. BOLDYREV et V. v. ENGELHARDT viennent également de constater la présence de cette glande (Hancocksche Drüse) chez *Œcanthus pellucens* SCOP.

semble jouer le globule muqueux caudal chez les Arions. On sait que chez ces Mollusques, la glande mucipare caudale sécrète un mucus formant un globule volumineux que chaque Arion dévore avec avidité sur son conjoint avant de s'accoupler.

Enfin, comme un mâle de Panorpe peut déposer plusieurs gouttelettes de liquide salivaire avant de parvenir à s'accoupler, comme cette sécrétion peut se répéter plusieurs fois pendant l'accouplement, il en résulte une consommation assez abondante de liquide. La production de ce liquide est en rapport avec le grand développement des glandes salivaires.

Nancy, 22 juin 1914.

II

SUL GALLEGGIANTE DELLA *JANTHINA NITENS* MKE

DI

VINCENZO BALDASSERONI

Laboratorio di Zoologia degli Invertebrati in Firenze.

Reçu le 23 *juin* 1914.

In quasi tutti i trattati di Zoologia si trova figurata la *Janthina* col suo galleggiante bolloso e spesso si cita come esempio di mirabile adattamento alla vita pelagica.

Questo singolare apparato per la sua costituzione a bolle d'aria ha una grande spinta di galleggiamento, e permette al piccolo gasteropodo di vagare alla superficie del mare in balia dei venti e delle correnti : la femmina porta seco in queste peregrinazioni le uova chiuse nelle capsule ovigere, sospese alla faccia inferiore del galleggiante.

Ma la produzione e la peculiare costituzione di questo galleggiante, studiata, prima dal Lacaze-Duthiers e recentemente dal Simroth, oltre che un sistema di galleggiamento, costituiscono, secondo me, per la *Janthina* un mezzo di protezione.

Fondo questa mia asserzione, che non mi consta sia stata finora fatta da altri, su alcune osservazioni, che qui brevemente espongo, da me compiute sulla *Janthina nitens* Mke. nella scorsa estate a Castiglioncello (Livorno).

Il galleggiante della *Janthina nitens* si presenta, visto dal disopra, di forma ovale, attenuata ai due estremi ed è costituito da bolle di forma irregolare, le quali vengono a disporsi in modo che al centro e precisamente lungo l'asse maggiore del galleggiante si ha un notevo le rilievo, un' alta carena.

Una forma ed una struttura identica hanno le piccole masse di spuma, che, generate dalle onde, si raccolgono durante le giornate di calma piatta lungo il filo delle correnti, proprio là dove si riuniscono tutti i corpi fluitati e, spesso in gran numero, gli animali pelagici. E la somiglianza tra i galleggianti di *Janthina nitens* e queste spume è addirittura perfetta, tale da ingannare l'occhio più acuto e più esperto. L'unico fatto che può tradire la natura dei galleggianti è la loro rigidità.



FIG. I. — Galleggiante della *Janthina nitens* MKE. un pò impiccolito visto disopra.

Io stesso, mentre in una quieta giornata dell' Agosto scorso (1913), con mare calmissimo, senza vento, con una debole corrente da scirocco attendevo a raccogliere piccoli animali pelagici tra i legni fluitati ricoperti di *Lepas*, potei scoprire questi galleggianti e distinguerli dalle spume, soltanto quando vidi queste masse rimanere, con mia maraviglia, intatte, rigide nel gorgo del remo.

Ora è indubbio che tale somiglianza è molto utile al delicato mollusco, perchè maschera agli occhi dei nemici, in specie uccelli marini ed altri predoni, le uova.

Ma è soprattutto notevole che in tal modo è protetto anche l'adulto, come è dimostrato, secondo me, dai seguenti fatti.

In quello stesso giornoebbi la fortuna di raccogliere un galleggiante con capsule ovigere, che si presentavano di un bel color rosa intenso, e colla *Janthina* ancora attaccata ; peraltro di tale cattura mi accorsi solo dopo che l'ebbi tratta a bordo.

Posto in una bacinella e lasciato tranquillo sul mio banco di lavoro, il mollusco fuoriusciva in parte dalla conchiglia e si disponeva lateralmente al galleggiante in modo che coi tentacoli affiorava alla superficie, ma appena scuotevo la bacinella, o anche cautamente introducevo una bacchetta di vetro nell' acqua, l'animaletto si ritraeva nella conchiglia e con una piccola torsione, si piegava rapidamente sotto il galleggiante dal quale così rimaneva completamente nascosto.

Ora se il subitaneo e lievissimo perturbamento della superficie di livello,

da me suscitato colla bacchetta bastava a produrre nel mollusco tale rapida reazione, questa a più forte ragione è prodotta dall' improvviso movimento dell' acqua generato dal posarsi di un uccello marino, o dalla scia di una barca, sul quieto specchio di un mare in perfetta bonaccia ; nel quale soltanto il nostro gracile gasteropodo si trova a suo agio. Ecco perchè dalla barca non mi riusci di scorgere neppure una *Janthina* attaccata al suo galleggiante !

Quanto ho esposto mi pare renda evidente, che il galleggiante rappresenta per la *Janthina* un buon mezzo di difesa e che la produzione e la forma del galleggiante stesso sono altamente protettive per la specie in discorso.

La *Janthina nitens*[1], da me catturata, visse tre giorni, ma alla sera del secondo giorno si staccò dal suo galleggiante e cadde sul fondo della bacinella. La mattina dipoi la ritrovai che aveva fabbricato durante la notte o nelle prime ore del mattino un altro piccolo galleggiante, al quale eran sospese poche capsule ovigere, diverso per la forma dal primo. Questo secondo galleggiante, a parte le dimensioni, differisce da quelli raccolti in mare libero per la mancanza di una carena assiale ; non è rilevato, ma tutto piano, onde io sono portato a supporre che la carena sia prodotta dall' azione del moto ondoso, la quale si fa sentire durante la produzione delle vescicole del galleggiante.

III

PSEUDOKLOSSIA GLOMERATA N.G. N. SP., COCCIDIE DE LAMELLIBRANCHE

PAR

L. Léger et O. Duboscq

Reçu le 2 août 1915.

La seule Coccidie des Lamellibranches décrite jusqu'ici est celle que l'un de nous (Léger 1897) a signalée dans les Donax et les Tellines sous le nom de *Hyaloklossia Pelseneeri* Léger. C'est une forme encore insuffisamment connue, et dont on ne peut préciser les véritables affinités puisqu'on ignore encore les processus sexuels de son évolution.

1. Segnalo nel mio esemplare la presenza di una piccola *Lepas* attacata sul secondo anfratto.

Nous avons rencontré fréquemment dans les *Tapes floridus* LAMARCK de la Méditerranée, et, parfois, dans *Tapes virgineus* L., une Coccidie certainement différente, au moins spécifiquement, de *Hyaloklossia Pelseneeri.* Elle rappelle à la fois les *Klossia* et les *Aggregata*, types fondamentaux des Coccidies de Mollusques, mais elle ne peut pourtant, ainsi que nous le montrerons, être rattachée à aucun de ces deux genres, ce qui nécessite la création du nouveau genre *Pseudoklossia* que nous proposons[1].

Pseudoklossia glomerata n. g., n. sp. se développe presque exclusivement dans les reins du *Tapes.*

Nous l'avons, cependant, observée à plusieurs reprises dans les ganglions viscéraux qui, comme on le sait, sont contigus au corps de Bojanus.



FIG. I. *Pseudoklossia glomerata* dans le canal excréteur du rein de *Tapes floridus.* 1. 2. *Pseudoklossia* dans une cellule-hôte hypertrophiée encore attachée à la basale par un pédicule. 3. *Pseudoklossia* libre dans la lumière du canal excréteur et entourée par la cellule-hôte dont le noyau *n* simule un microgamé- tocyte (× 1000).

Qu'elle se développe dans les culs-de-sac terminaux du rein ou dans le canal excréteur, la Coccidie se trouve contenue entièrement dans une seule cellule, dont elle détermine l'hypertrophie. Si la cellule parasitée fait partie des acini terminaux, la Coccidie se développe entièrement sur place. Elle se trouve enclose dans le parenchyme rénal massif et refoule simplement les cellules voisines. Si, au contraire, la jeune *Pseudoklossia* a pénétré dans l'épithélium du canal excréteur, la cellule hôte fait saillie de bonne heure au-dessus de la ligne des plateaux avec le parasite qu'elle contient. Bientôt, elle n'est plus retenue à la basale que par un pédicule filamenteux. Le corps cellulaire globuleux est rempli entièrement par le parasite et presque réduit à la membrane épaissie. Il ne reste guère de

1. Il nous paraît mauvais de maintenir le genre *Hyaloklossia* établi sur une méprise. *Hyaloklossia Lieberkuhni* LABBÉ est une *Diplospora,* comme l'ont montré LAVERAN et MESNIL (1902).

cytoplasme hyalin qu'au niveau du noyau, comprimé lui-même par le parasite. Ce noyau de la cellule-hôte, très hypertrophié, a conservé la structure commune des noyaux normaux de l'épithélium : un seul nucléole et de nombreux grains chromatiques assez régulièrement distribués. Souvent, cependant, il est hyperchromatique, le suc nucléaire étant vivement colorable (1, 2, fig. I). Malgré cette chromaticité, comme une petite zone claire entoure parfois le nucléole, on pourrait, à un examen superficiel, se méprendre sur la signification du noyau de la cellule-hôte et l'interpréter comme un microgamétocyte. Cela surtout lorsque la cellule-hôte, ayant rompu son pédicule, se détache de l'épithélium et se trouve libre dans la lumière du canal excréteur (3, fig. I). Une telle apparence justifie déjà le nom de *Pseudoklossia*.

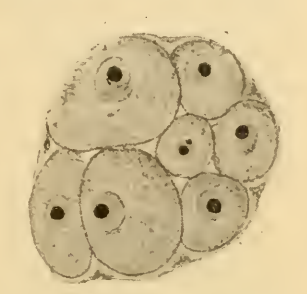


FIG. II. Conglomérat de 7 Coccidies, libre dans la cavité rénale (× 750).

L'hypertrophie du noyau de la cellule-hôte et la persistance prolongée de sa structure normale laissent supposer que, comme dans le cas de *Caryotropha* décrit par SIEDLECKI (1907), le parasite se nourrit par l'intermédiaire de la cellule qui l'enveloppe et dont il utilise à son profit l'activité nucléaire.

Quand l'infestation est intense, les diverses Coccidies, entourées de leur cellule-hôte, s'accolent les unes aux autres. Il est fréquent, dans les frottis, de voir ainsi des agglomérations de 5 à 10 Coccidies (fig. II) fortement adhérentes entre elles, grâce, sans doute, à la viscosité de leur enveloppe ; d'où le nom spécifique de *glomerata* que nous avons proposé. Notons qu'il n'est pas rare de trouver deux ou plusieurs Coccidies parasites d'une même cellule (2, fig. I). Leur adhésion se trouve, de ce fait, encore pluscomplète.

Nous n'avons observé, d'une façon certaine, que la gamogonie de notre Coccidie. Les plus jeunes gamontes observés étaient réniformes et mesuraient déjà 15 μ dans leur plus grande longueur. A ce stade, ils avaient à peu près la structure des formes uninucléées plus avancées : noyau avec un seul gros nucléole (karyosome des auteurs) ; cytoplasme bourré de paramylon et montrant, épars, les grains chromatoïdes.

Au terme de l'accroissement, le macrogamète et le microgamétocyte sont peu différents. D'une façon générale, cependant, le microgamétocyte est plus petit que le macrogamète. Il est aussi plus cla'r, sur le vivant comme sur les coupes, malgré que les grains chromatoïdes soient aussi nombreux.

Evolution du microgamétocyte. — Dès que commence la multiplication nucléaire, le microgamétocyte est bien caractérisé. Sans parler de sa taille qui est petite (de 18 à 36 μ), ses noyaux sont toujours très chromatiques, même dès les premiers stades de la multiplication.

Le premier noyau se préparant à la division apparaît formé de nombreux chromosomes moniliformes, en V ou en anneau ou en filaments intriqués (4, fig. III). On peut penser que c'est là l'ébauche d'une mitose pluripolaire, analogue à celle de certaines Aggregatidées. En tout cas, et bien que nous ne puissions préciser les phénomènes de la première division, il y a chance que le noyau soit polyénergide. Nous observons ensuite un stade à une quinzaine de noyaux, répartis inégalement à la périphérie du kyste. Dans ces premiers stades, en effet, certaines zones de la surface sont dépourvues de noyaux.

Puis, à la suite de divisions répétées, la périphérie du kyste se trouve couverte de noyaux qui ont l'aspect connu : chromosomes moniliformes intriqués ou en rosette ou bien s'écartant pour la division mitotique (5, fig. III).

Quand la multiplication nucléaire est terminée, les noyaux, toujours périphériques, se condensent en sphérules de chromatine massive. Le cytoplasme, dense à la périphérie, semble se liquéfier dans sa partie centrale, représentée par une grande vacuole irrégulière où se rassemblent tous les grains chromatoïdes (6, fig. III).

Les microgamètes mûrs proviennent des sphérules chromatiques que le développement d'une vacuole transforme en petites calottes chromatiques. De profil, ils apparaissent comme des corpuscules arqués (7, fig. II). Ils sont, évidemment, entourés d'une mince couche cytoplasmique et sans doute pourvus de 2 flagelles, en particulier d'un flagelle dirigé en arrière, qu'on croit voir souvent prolongeant le corps. Mais nous ne sommes pas en mesure de préciser ces structures sur un matériel peu favorable. L'important était de démontrer que nous avions affaire à des microgamétocytes eimériens.

Pendant l'évolution du microgamétocyte, les grains chromatoïdes, d'abord épars, se rassemblent dans la zone centrale liquéfiée, puis disparaissent. Le paramylon se consomme, et, au fur et à mesure de sa disparition, se trouve remplacé par une substance résiduelle, qui constitue un gros reliquat à la maturation des microgamètes.

Le reliquat se présente sous des aspects divers. La partie liquéfiée peut être disséminée en vacuoles éparses (7, fig. III) ou rassemblée en une grosse

vacuole (8, fig. III). Les microgamètes abandonnent directement le reliquat d'un kyste normal pour émigrer au dehors, et, seuls, quelques retardataires peuvent être emprisonnés dans la substance résiduelle (8, fig. III).

On ne confondra pas les stades normaux de l'évolution finale des microgamétocytes avec des formations spéciales, qui, pour nous, sont des kystes à microgamètes dégénérés. Ce sont des corps piriformes ou tronconiques, à peu près hyalins, avec une région centrale encore plus liquéfiée et remplie de corpuscules chromatiques sphériques ou virguliformes (9, fig. III). Que ces corpuscules soient des microgamètes, mûrs ou non, voués à la dégénérescence, il n'y a guère de doute. Mais, fait curieux, la cavité centrale du reliquat hyalin communique avec la périphérie du kyste par un canal aboutissant

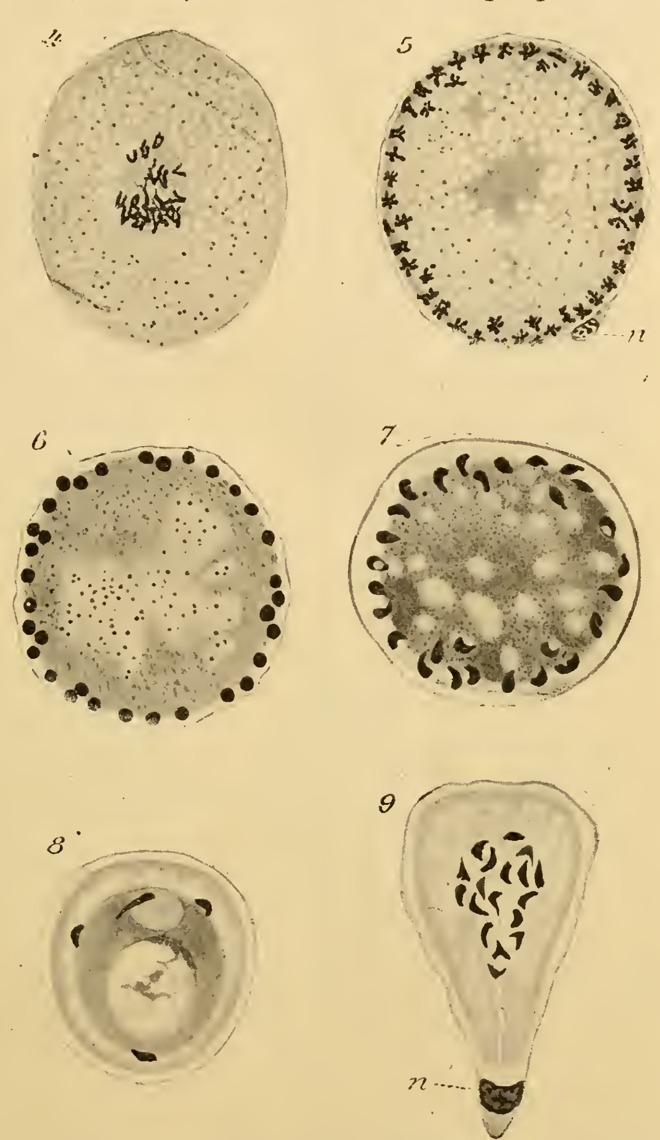


FIG. III. Evolution du microgamétocyte de *Pseudoklossia glomerata*. 4. Premier noyau avant la division. 5. Fin de la multiplication nucléaire ; *n*, noyau atrophié de la cellule-hôte. 6. Kyste à microgamètes en sphérules. 7. Kyste à microgamètes mûrs. 8. Reliquat de kyste normal. 9. Kyste en dégénérescence avec les microgamètes altérés réunis au centre ; *n*, noyau de la cellule-hôte (× 1300).

au sommet du cône, canal qui semble fait pour donner issue aux corpuscules chromatiques. Comme nous n'avons pas suivi rigoureusement les stades de la dégénérescence des microgamétocytes, nous ne pouvons expliquer la forme et la structure de ces kystes hyalins dégénérés. Elle est due peut-être à une invagination pareille à celle que Brasil (1909) a décrite pour les reliquats normaux d'*Angeiocystis*.

Evolution du macrogamète. — La croissance du macrogamète s'effectue suivant le mode normal. Le cytoplasme est bourré de paramylon et arci de grains chromatoïdes. Il montre, en outre, fréquemment, auprès du noyau ou en un point quelconque, un cristalloïde sidérophile dont nous ne connaissons pas l'origine (2, 3, fig. I). Ce cristalloïde provient peut-être d'une expulsion de substance nucléolaire et serait alors à rapporter aux phénomènes d'épuration nucléaire, souvent décrits. Le noyau à membrane mince, sphérique ou ovalaire, n'a jamais qu'un seul nucléole (karyosome). Aux débuts de l'accroissement, on trouve, outre le nucléole, des grains chromatiques sur un réseau distinct. Vers la fin de l'accroissement, le karyoplasme n'apparaît plus que comme un précipité dense, à travers lequel on perçoit difficilement l'ébauche du spirème. A la suite de la disparition de sa membrane, le noyau, devenu amœboïde, émigre à la périphérie. La croissance est terminée et le macrogamète, qui mesure 40 μ en moyenne, va subir la fécondation.

Le microgamète, attiré par le macrogamète mûr, s'attache au point de la surface où est venu s'appliquer le noyau. A ce pôle nucléaire, le cytoplasme se soulève, tandis qu'une figure radiée part de ce cône d'attraction. Le spermatozoïde est capté par ce cône et se résout bientôt en ses éléments chromatiques. On distingue 3 corpuscules sidérophiles : l'un est, sans doute, un centrosome et les deux autres des chromosomes.

C'est au moment de la fécondation que le gros nucléole est expulsé. On le trouve bien ôt au pôle opposé au noyau (m, fig. IV), puis il disparaît par la suite. En même temps que le métanucléole, on trouve dans le cytoplasme un corps qui ressemble à un noyau dégénéré (*c*, fig. IV). C'est une petite masse hyaline, entourée d'une fine membrane, avec 2 ou 3 corpuscules chromatiques. Nous avons tendance à croire que ce corps nucléiforme représente le noyau de la cellule-hôte, absorbé par le macrogamète, comme le serait par un œuf un noyau de cellule folliculaire. Il est certain qu'après un stade d'hypertrophie fonctionnelle, le noyau de la cellule-hôte subit une atrophie progressive.

L'évolution du macrogamète fécondé se poursuit exactement comme

chez les *Aggregata*. A la suite de la fécondation s'établit une figure mitotique bipolaire, dont nous n'avons eu que des images médiocres. La multiplication des noyaux donne, d'abord, un stade à noyaux peu nombreux et périphériques. Ils sont toujours faiblement chromatiques, et par là se distinguent facilement des microgamétocytes au même stade (11, fig. IV).

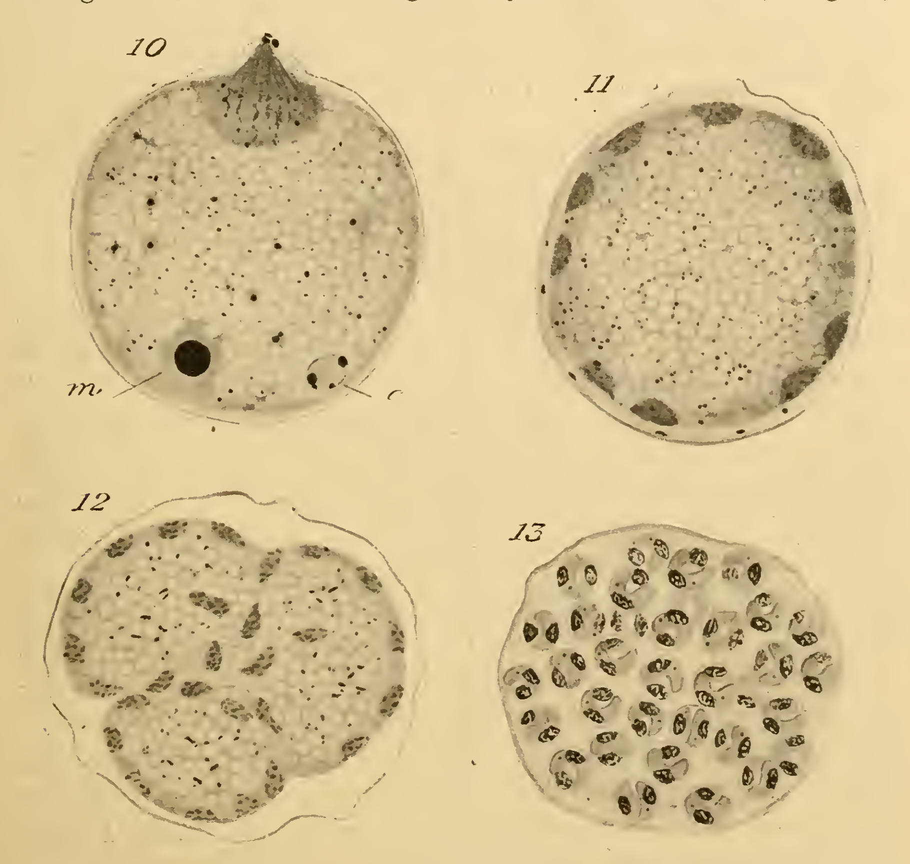


FIG. IV. Evolution du Macrogamète de *Pseudoklossia glomerata* après l'accroissement. 10. Fécondation ; *m*. métanucléole ; *c*, corps nucléiforme. 11. Stade à noyaux périphériques. 12. Stade de fissuration et lobulation. 13. Kyste à spores mûres (× 1300).

Quand les noyaux deviennent nombreux, le cytoplasme se fissure selon des sillons le long desquels les noyaux périphériques s'enfoncent peu à peu à l'intérieur de la masse (12, fig. IV). A la fin de ce processus, l'ookyste se trouve morcelé en un certain nombre de sphères uninucléées, qui sont des sporoblastes et qui remplissent sans reliquat tout l'ookyste.

Le noyau de chaque sporoblaste se divise en 2 noyaux qui se portent à des pôles opposés. Entre les 2 noyaux, une vacuole se forme qui, en

s'accroissant, découpe le sporoblaste en 2 sporozoïtes s'embrassant par leur concavité. Chaque sporozoïte a son noyau déjà pourvu d'un petit karyosome excentrique. On observe, en outre, un corpuscule sidérophile, qui est peut-être un centrosome malgré son éloignement du noyau. Au cours du développement sporal, une membrane d'enveloppe, très mince, est apparue, et ainsi se constituent des spores sphériques, dépourvues de tout ornement. L'ookyste contient donc de nombreuses spores dizoïques, sans reliquat sporal, de 4 μ 5 de diamètre (13, fig. IV).

Bien que nous ayons observé, à diverses époques de l'année, de nombreux *Tapes* infestés, nous n'avons pas rencontré, de façon certaine, de stades schizogoniques. Nous avons vu, cependant, une fois chez *Tapes floridus*, une autre fois chez *Tapes virgineus*, un faisceau de corps en croissant, qui ressemblait bien à un bouquet de schizozoïtes coccidiens. L'extrême rareté de ces schizozoïtes nous laisse dans le doute sur leur relation avec la *Pseudoklossia glomerata*. La schizogonie de *Pseudoklossia* pourrait bien, comme celle des *Aggregata*, ne pas exister chez le Mollusque et se poursuivre dans un autre hôte. Cette hypothèse eût paru improbable il y a quelques années. L'évolution des *Porospora* des Crustacés démontre qu'elle est possible. Notons, à ce propos, que nos *Tapes* sont souvent infestés par des spores nématopsidiennes, qui ressemblent beaucoup à celles de *Porospora portunidarum*. Ces spores se rencontrent dans la branchie, dans le manteau, et, souvent, dans le rein à côté des *Pseudoklossia*.

Affinités. — Par son mode de fécondation et par l'évolution du macrogamète, par les caractères de son ookyste et de ses spores, par son habitat dans un Mollusque, *Pseudoklossia glomerata*, à cycle peut-être hétéroïque, se rapproche des *Aggregata*, dont la nature coccidienne n'est plus douteuse après les recherches de Dobell (**1914**) et de Mme Pixell-Goodrich (**1914**). Même si le cycle devait se passer tout entier dans les *Tapes*, nous serions toujours convaincus de la parenté des *Pseudoklossia* et des *Aggregata*, les ancêtres des Coccidies des Céphalopodes ayant certainement eu leur schizogonie et leur sporogonie dans un seul hôte. Toutefois, les microgamètes virguliformes des *Pseudoklossia* se rapprochent beaucoup plus des microgamètes de *Caryotropha* et d'*Angeiocystis* que de ceux des Aggregatidées. A ce point de vue, la Coccidie des *Tapes* reste plus voisine des Coccidies des Annélides. Ces diverses Coccidies sont, d'ailleurs, toutes affines. Elles appartiennent toutes à la légion des Eiméridées polyzoïques, qui apparaît de plus en plus

comme un groupe naturel. A la base du groupe, se placent les Coccidies des Annélides (*Angeiocystis*, *Caryotropha*), dont les spores, relativement peu nombreuses, contiennent un grand nombre de sporozoïtes. De ces Coccidies d'Annélides à spores peu nombreuses, sont nés les divers rameaux d'Eimérідées à très nombreuses spores : Barrouxidées des Myriapodes et Insectes, Pseudoklossiidées des Lamellibranches, Aggregatidées des Céphalopodes. On constate ici, une fois de plus, une phylogénie des parasites qui s'accorde avec celle de leurs hôtes.

Nous n'avons pu nous arrêter à l'idée que notre *Pseudoklossia* représente un stade d'Hémogrégarine de Poisson. Mais c'est seulement pour des raisons éthologiques et non parce que nous avons affaire à une Eiméridée. L'idée nous eût paru très soutenable si *Pseudoklossia glomerata* avait été parasite d'une Sangsue ou d'un Crustacé capable de se nourrir du sang des Poissons. On sait que Reichenow (**1912**) classe les *Leucocytozoon* dans les Eiméridées, et, si les Plasmodides sont des Coccidies comme l'ont pensé Metchnikoff (**1887**), Mesnil (**1899**) et beaucoup d'auteurs, ils ont dû dériver d'Eiméridées polyzoïques typiques, voisines des Coccidies d'Annélides et de Mollusques.

A ce propos, nous pouvons peut-être rapprocher *Pseudoklossia* de l'intéressant parasite décrit par Chatton et Roubaud (**1913**), dans *Glossina palpalis*. A première vue, le Sporozoaire de la Glossine n'est pas sans analogie avec les Coccidies des Mollusques. Comme il se rapproche encore plus de l'*Hepatozoon perniciosum*, Chatton et Roubaud ont sans doute raison d'attribuer à l'évolution d'une ookinète tous les stades observés par eux, et de classer leur parasite dans les Hémogrégarines adéléidées. Mais la démonstration ne sera complète que par la description de la fécondation. Les auteurs n'ont pas vu de microgamétocyte adéléen et l'on peut même se demander si le stade à nombreux noyaux de leur figure 8 ne correspond pas à un microgamétocyte eimérien.

AUTEURS CITÉS

1909. Brasil (L.). — Documents sur quelques Sporozoaires d'Annélides. (*Arch. f. Protist.* Bd XVI.)

1913. Chatton (Ed.) et Roubaud (E.). — Sporogonie d'une Hémogrégarine chez une tsétsé (Glossina palpalis R. Desv.). (*Bulletin Soc. Path. Exotique.* VI.)

1914. DOBELL CLIFFORD. — Le cycle évolutif de l'Aggregata (Note préliminaire). (*Bull. Inst. Océanographique* n° 283.)

1902. LAVERAN (A.) et MESNIL (F.). — Sur la Coccidie trouvée dans le rein de la *Rana esculenta*. (*C. R. Ac. Sc.* CXXXV.)

1897. LÉGER (L.). — Sur la présence de Coccidies chez les Mollusques Lamellibranches. (*C. R. Soc. Biol.* XLIX.)

1899. MESNIL (F.). — Coccidies et Paludisme, 2e partie. (*Revue générale des Sciences*, 15 avril.)

1887. METCHNIKOFF (E.). — *Russkaia Meditzina n°* 128, (cité d'après Mesnil, **1899**).

1914. PIXELL-GOODRICH (H.). — The sporogony and systematic position of the Aggregatidæ (*Quart. Journ. of Micr. Sc., vol.* 60.)

1912. REICHENOW (E.). — Die Hœmogregarinen. (Handbuch d. Pathog. Protozoen. *Leipzig.*)

1902. SIEDLECKI (M.). — Cycle évolutif de la *Caryotropha Mesnilii*, Coccidie nouvelle des Polymnies. (*Bull. Ac. Sc. Cracovie*, octobre 1902.)

1907. SIEDLECKI (M.). — Ueber die Structur und die Lebensgeschichte von *Caryotropha Mesnilii*. (*Bull. Ac. Sc. Cracovie*, mai 1907.)

ARCHIVES
DE
ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
FONDÉES PAR
H. DE LACAZE-DUTHIERS
PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE
G. PRUVOT
Professeur à la Sorbonne
Directeur du Laboratoire Arago
ET
E. G. RACOVITZA
Docteur ès sciences
Sous-Directeur du Laboratoire Arago

Tome 55. NOTES ET REVUE Numéro 2.

V

REMARQUES SUR L'ÉVOLUTION DES *GOBIIDÆ*, ACCOMPAGNÉES D'UN SYNOPSIS DES ESPÈCES EUROPÉENNES.

PAR
LOUIS FAGE
Naturaliste du service scientifique des pêches.

Reçu le 25 *août* 1915.

La famille des GOBIIDÆ est représentée dans la faune européenne par quatre de ses genres les plus importants : *Gobius*, *Aphya*, *Crystallogobius*, *Eleotris*. Les deux genres *Gobius* et *Eleotris* comprennent des formes benthiques, littorales ou côtières, tandis que les genres *Aphya* et *Crystallogobius* renferment exclusivement des espèces pélagiques. Cette diversité éthologique retentit profondément sur l'organisation des différents genres, dont chacun est strictement adapté à son mode de vie, et donne à l'ensemble de la famille une grande variété de forme qui ne rompt pas cependant une homogénéité solidement établie.

Ce polymorphisme adaptatif rend l'étude de cette famille particulièrement attrayante et instructive en ce qu'il permet de saisir la manière dont réagit un même type, fondamentalement bien défini, mais extrêmement malléable, aux différentes exigences du milieu. Une telle étude

mériterait d'être étendue aux nombreux genres exotiques dont certains : *Oxuderces*, *Typhlogobius*, *Périophthalmus*, *Boleophthalmus*, montrent d'étranges adaptations dont il ne paraît pas impossible de déterminer la genèse. Cette lourde tâche est une des plus fécondes que puisse se proposer un ichthyologiste : les Gobiidæ, tard venus, sont encore en pleine voie de différenciation ; leurs 600 espèces peuplent non seulement la plupart de nos mers, mais débordent encore dans les eaux douces, se risquent même sur la terre humide, et fournissent ainsi des expériences toutes faites dont il suffirait de savoir enregistrer les résultats.

Nous nous bornerons ici à passer en revue les genres européens en insistant particulièrement sur le g. *Gobius* qui est à la fois le mieux représenté et le plus important.

Genre **GOBIUS**

État actuel de la systématique

Le g. *Gobius* est actuellement un des plus nombreux parmi les Téléostéens. D'origine assez récente[1], il semble que nous le voyons bien près de sa phase de plein épanouissement. Sa distribution s'étend à toutes les mers, sauf à celles des régions arctiques et antarctiques, et dans chacune d'elles de nombreuses espèces se sont différenciées dont la localisation relative contraste avec la large distribution du genre. Cette localisation des espèces s'explique d'ailleurs parfaitement chez ces formes littorales dont les déplacements sont restreints et dont les œufs fixés ne favorisent point la dissémination des larves.

Les *Gobius* se tiennent de préférence dans les eaux tièdes des mers tropicales et sub-tropicales ; c'est là qu'on en peut observer les formes les plus variées, aussi voyons-nous sans surprise que dans nos mers d'Europe il est particulièrement bien représenté en Méditerranée. Sur une trentaine d'espèces qui fréquentent nos côtes, un quart à peine habitent normalement au nord de Gibraltar. Ceux-ci sont abondamment décrits et bien reconnaissables. Holt et Byrne (1901) en ont encore récemment précisé les diagnoses et facilité la détermination. Il n'en va pas de même en Méditerranée. Les nombreuses espèces qu'on y trouve nous apparaissent de prime abord si voisines entre elles qu'on croirait volontiers,

1. Les plus anciens fossiles qu'on puisse lui attribuer — et encore sont-ils douteux — datent de l'Éocène supérieur.

au moins pour quelques-unes, à leur différenciation récente et sur place. Leur détermination est en tout cas fort délicate. L'allure générale, la forme du corps, les nombres et les proportions varient peu d'une espèce à l'autre. Quant à la coloration, dont les taxonomistes ont fait un si grand usage, elle fournit des caractères si fugaces, si changeants qu'on ne peut en attendre aucune précision. La systématique de ce groupe, que vient encore embrouiller un dimorphisme sexuel très marqué, est donc restée sans base solide. Il est alors arrivé — ce qui arrive toujours en pareil cas — que les auteurs pressés, n'ayant pas en main un guide sûr, un critérium auquel ils puissent se référer avec confiance, ont interprété, chacun suivant sont tempérament, l'importance des variations qu'ils observaient entre les individus, les uns multipliant les espèces, les autres réduisant leur nombre d'une façon exagérée. C'est ainsi que CARUS (1893) peut citer pour la Méditerranée 42 espèces, là où SMITT (1899) n'en admet que 11.

De nouvelles recherches s'imposaient donc qui ne devaient pas manquer d'être fructueuses ; elles furent entreprises par L. SANZO (1911). Le distingué directeur de l'Institut thalassographique de Messine, suivant les conseils de son maître RAFFAELE, qui avait montré (1889) l'importance pour la systématique des *Scopelidœ* des différents modes de distribution des organes lumineux, a tenté d'appliquer aux Gobiidés une méthode analogue basée sur la distribution des papilles cutanées. On sait d'ailleurs, surtout depuis les travaux de GÜNTHER (1887), LENDENFELD (1887), GARMAN (1888-1889), les relations étroites qui existent entre les organes lumineux et le système de la ligne latérale dont dépendent les papilles cutanées. Chez certaines formes abyssales, notamment chez les *Halosaurus*, on trouve même tous les passages entre le canal muqueux, les papilles muqueuses et les organes lumineux dont l'apparition marque le terme de cette évolution. GARMAN a indiqué aux taxonomistes tout le parti qu'ils pouvaient tirer de ce système.

SANZO a établi que ces papilles — qu'il appelle aussi avec SCHULTZE (1870) organes ciathiformes — non seulement affectent chez les Gobiidés une disposition constante pour chaque espèce et permettent une détermination facile, mais laissent voir encore dans la façon dont elles sont réparties une complication progressive qui semble révéler les affinités des espèces entre elles — affinités parfois encore obscures et que certes ne peut prétendre à fixer l'étude d'un seul caractère, surtout quand celui-ci est emprunté aux organes des sens dont les réactions aux influences

extérieures peuvent être semblables chez des formes assez éloignées. Il est en tout cas incontestable que le groupement des espèces proposé par Sanzo et que nous suivrons ici réunit des formes ayant entre elles de nombreux points communs, malgré des dissemblances marquées dans leurs caractères adaptatifs. C'est donc à l'auteur italien que revient le mérite d'avoir mis un peu d'ordre dans le chaos que formaient autrefois les *Gobius* européens.

J'ai indiqué ailleurs (**1914**), la technique spéciale employée par Sanzo et qu'on trouve décrite tout au long dans son mémoire qui traite également de ladistribution générale des papilles cutanées du g. *Gobius* et de leur distribution particulière dans 17 espèces méditerranéennes. J'ai étendu ces recherches à 24 espèces tant de l'Océan que de la Méditerranée, c'est dire qu'il en reste bien peu dont nous ignorons le système de la ligne latérale. Les papilles qui le constituent sont généralement disposées en séries qui portent chacune une lettre distinctive, l'ensemble constituant une notation très utile que nous respecterons.

Synopsis des espèces européennes

groupe i. — type **G. Lesueuri** Risso.

Seconde dorsale et anale à nombreux rayons ; écailles grandes et peu nombreuses : D². 1/13-14 ; A. 1/12-14 ; Ec. l. 26-29, tr. 4-9. — Deux paires de séries longitudinales de papilles (*r* et *s*) sur la région dorsale du museau ; les séries préoperculo-mandibulaires (*e* et *i*) se continuant sur le trajet vertical du sillon préoperculaire jusqu'à la série transverse *z* ; pas de séries sous-orbitaires transversales. — Formes de haute mer peu spécialisées, et à dimorphisme sexuel peu accentué ou nul.

1. — Nuque dépourvue d'écailles ; trois bandes obliques jaune nacré sur les opercules et les joues. — Les deux séries occipitales longitudinales *h* et *g* bien développées. — Long. 7-9 cm ; vert. 28-29. — Méditerranée et Atlantique méridional . . . . ***G. Lesueuri*** Risso.

— Nuque pourvue d'écailles ; pas de bandes obliques jaune nacré sur les opercules et les joues 2

2. — Longueur de la mandibule faisant plus de 48 % et longueur de la tête (du bout du museau au bord postérieur du préopercule) faisant plus de 78 % de la longueur de la base de l'anale. — Pas de série occipitale longitudinale postérieure (*h*). — Long 7-9 cm.; vert. 28-29. — Méditerranée. . . . . ***G. macrolepis*** Kolomb.

— Longueur de la mandibule faisant moins de 48 % et longueur de la tête (du bout

du museau au bord postérieur du préopercule) faisant moins de 78 % de la longueur de la base de l'anale. — Long. 10 cm.; vert. ?. — Atlantique Nord. . . . . *G. Friesi* [1] Collett.

Groupe II. — type : **G. quadrimaculatus** C. et V.

Seconde dorsale et anale à rayons peu nombreux : D^2. 1/10-11 ; A. 1/9. — Deux paires de séries longitudinales de papilles (*r* et *s*), souvent réduites à une seule papille, sur la région dorsale du museau ; les séries *e* et *i* ne dépassant pas en arrière le foramen ε ; pas de séries sous-orbitaires transversales. — Deux sous-groupes comprenant chacun deux espèces dont l'une (*G. quadrimaculatus* d'une part et *G. Jeffreysii* d'autre part) est une forme du large sans dimorphisme sexuel apparent et l'autre (*G. colonianus* d'un côté et *G. affinis* de l'autre) est une forme littorale ou côtière avec dimorphisme sexuel très net.

1. — Nuque pourvue d'écailles. — Canaux muqueux rétro-orbitaires, sus-orbitaires et oculo-scapulaires percés de très nombreux foramens ; sur le tronc une série de papilles pour chaque écaille. — Vert. 33. . 1er sous-groupe. 2

— Nuque dépourvue d'écailles. — Canaux muqueux percés seulement des foramens habituels [2]. — Vert. . . . . . . 2e sous-groupe. 3

2. — Espace interorbitaire nul ; anus situé à égale distance du bout du museau et de la base de la caudale ; hauteur du corps contenue 6 fois 1/2 dans la longueur totale. — Séries de la nageoire caudale au nombre de 3. — Long. 8-9 cm., Ec. l. 36-38. — Méditerranée. . . . . *G, quadrimaculatus* C. V.

— Espace interorbitaire aplati, égal à la moitié du diamètre de l'œil ; anus beaucoup plus éloigné du bout du museau que de la base de la caudale ; hauteur du corps contenue 5 fois dans la longueur totale. — Séries de la nageoire caudale au nombre de 6. — Long. 7-8 cm., Ec. l. 36-38. — Méditerranée. . . . . *G. Colonianus* Risso.

3 — Plus de 30 écailles (36) en ligne longitudinale. — Série longitudinale sous-orbitaire *d* à deux segments unisériés. — Méditerranée. . . . . *G. affinis* Kolomb.

— Moins de 30 écailles (25-29) en ligne longitudinale. — Long. 4-5 cm.— Atlantique septentrional. . . . . *G. Jeffreysii* Gthr.

Groupe III. — type : **G. minutus** Pallas.

Seconde dorsale et anale à rayons peu nombreux : D^2. 1/8-11 ; A. 1/8-11 ; taille petite (3,5-8 cm.) ; coloration généralement pâle. — Deux paires de séries longitudinales *r* et *s* sur la région dorsale du museau ; les séries *e* et *i* ne dépassant pas en arrière le foramen ε ; séries sous-orbitaires transversales en nombre variable (1-12) ; série sous-orbitaire longitudinale *a* continue. — Espèces littorales ou côtières.

1. La disposition précise des papilles cutanées est inconnue chez cette espèce.
2. La disposition précise des papilles cutanées est inconnue chez le *G. Jeffreysii*.

1. — D[1]. VII-VIII : ♂ de chaque côté une tache noire arrondie au-dessus de la base des pectorales, une autre semblable à la naissance de la caudale ; ♀ les taches des pectorales manquent. — Série *a* nombreux (18-20 papilles) atteignant le foramen α et ne donnant naissance à aucune série transverse la seule série sous-orbitaire transverse prend naissance au-dessous de la longitudinale *b*. — Long. 6-6.5 cm. ; Ec. l. 35-40 ; vert. 31. — Atlantique et Méditerranée . . . . *G. Ruthensparri* Euphras.

— D[1]. VI — au moins 4 séries sous-orbitaires transversales. 2

2. — Moins de 55 écailles en ligne longitudinale. 3

— Au moins 55 écailles en ligne longitudinale.. 7

3. — Bandes tranversales obscures sur les flancs allant de la région dorsale à la région ventrale.. 4

— Seulement des taches obscures ou des bandes incomplètes sur les flancs, surtout chez les ♀. 6

4. — Au moins 40 écailles (40-45) en ligne longitudinale ; 13-14 bandes transversales obscures sur les flancs dans les deux sexes. — Série sous-orbitaire longitudinale *a* nombreuse (12-15 papilles) et atteignant le foramen α. — Long. 3,5-4 cm. ; vert. 33. — Méditerranée. . . . . *G. Kneri* Stndr.

— Moins de 40 écailles ; 4-6 bandes transversales obscures sur les flancs. — Série *a* courte (7-9 papilles) et n'atteignant pas le foramen α. 5

5. — 30-33 écailles en ligne longitudinale ; 4-5 bandes tranversales sur les flancs, la première située derrière la pointe des pectorales ; hauteur du corps contenu 7 à 8 fois dans la longueur totale. — Séries sous-orbitaires transversales antérieures très courtes (2-3 papilles) et ne dépassant pas en dessous le niveau de la longitudinale *b*. — Méditerranée. . . . *G. quagga* Heck.

— 34-38 écailles en ligne longitudinale ; 6 bandes transversales sur les flancs, la première située devant D[1] ; hauteur du corps contenu 5 fois 1/4 à 5 fois 1/2 dans la longueur totale. — Séries sous-orbitaires transversales antérieures bien développées : au moins 3 séries supérieures (au dessus de *b*) et 5 inférieures de 8-10 papilles. — Méditerranée. . . . . *G. Canestrini* Ninni.

6. — Taches noires en séries sur les dorsales ; 34-41 écailles en ligne longitudinale. — Série sous-orbitaire longitudinale *a* composée de 10-12 papilles et n'atteignant pas le foramen α ; au moins deux séries ventrales antérieures à *le*. — Long. 5-5,5 cm. ; vert. 28. — Atlantique septentrional. . . . *G. pictus* Malm.

— Pas de taches noires en série sur D[2] ; en général plus de 40 (35-52) écailles en ligne longitudinale. — Série *a* composée d'au moins 20 papilles et atteignant le foramen α ; pas de séries ventrales antérieures à *le*. — Long. 3,5-6 cm. ; vert. 30-32. — Atlantique et méditerranée. . . . *G. microps* Kröyer.

7. — Nuque et gorge recouvertes d'écailles ; 60-72 écailles en ligne longitudinale. — Série sous-orbitaire longitudinale *b* très longue (40 papilles), coupant 7-8 séries transversales postérieures ; série *d* composée dans sa partie antérieure oblique de plusieurs rangs de papilles ; série *i* dédoublée antérieurement. — Long. 8 cm. ; vert. 30-32. — Atlantique. *G. minutus* Pallas.

— Nuque et gorge sans écailles ; 55-58 écailles en ligne longitudinale. — Série *b*

courte (20 papilles) ne coupant que 3-4 séries transversales postérieures ; séries *d* et *i* simples dans toute leur étendue. — Long. 4,5 cm. — Méditerranée . . . . **G, elongatus** Canest.

GROUPE IV. — type : **G. niger** L.

Formules des écailles et des nageoires très variables ; taille généralement grande. — Au moins 4 séries (*r* et *s*) paires et convergentes sur la région dorsale du museau ; les séries *e* et *i* ne dépassant pas en arrière le foramen ε ; séries sous-orbitaires transversales au nombre de 6 et longitudinales au nombre de 2 (*b* et *d*). — Espèces littorales sauf rares exceptions.

1. — Moins de 50 écailles en ligne longitudinale. 2
 — Plus de 50 écailles (52-73) en ligne longitudinale 5
2. — Coloration jaune vif, une large bande longitudinale brune allant de l'extrémité du museau à la base de la caudale. — Séries sous-orbitaires transversales postérieures 5 et 6 non prolongées en dessous de la série *b*. — Long. 2,2-3 cm. ; Ec. l. 36. — Méditerranée . . . . **G. vittatus** Vincig.
 — Coloration entièrement différente sans bande longitudinale ainsi disposée. — Séries sous-orbitaires transversales postérieures se prolongeant au-dessous de la série *b* avec correspondance parfaite des segments supérieurs et inférieurs. 3
3. — 30-33 écailles en ligne longitudinale ; D^2 1/10-11 ; A. 1/8 ; coloration olivâtre plus ou moins obscure, variée sur les flancs d'une dizaine de bandes transverses jaunâtres plus ou moins visibles et sur l'occiput d'une large tache pâle dessinant un fer à cheval à concavité postérieure.— Les deux séries occipitales transverses postérieures *o* comprises entre les longitudinales *g* et se rencontrant sur la ligne médiane. — Long. 4-5,5 cm. — Méditerranée. . . . . **G. Zebrus** Risso.
 — Plus de 36 écailles en ligne longitudinale : D^2. 1/11-13 ; A. 1/10-12. — Les deux séries *o* situées en avant de la série *g* et ne se rencontrant pas sur la ligne médiane. — Long. 10-16 cm. 4
4. — Ecailles bien visibles non seulement sur la nuque et la gorge, mais aussi sur le bord supérieur des joues et des opercules. — Série longitudinale sous-orbitaire *d* à 2 ou 3 segments. — Long. 10 cm. ; vert. 28. — Méditerranée. . . . . **G. auratus**[1] Risso.
 — Pas d'écailles sur le bord supérieur des joues et des opercules. — série *d* ininterrompue. — Ec. l. 36-40 ; vert. 27-28. — Atlantique et Méditerranée . . . . **G. niger.** L.
 a. — Long. 10-12 cm. ; livrée généralement obscure ; écailles absentes sur la nuque et la gorge, ou incluses dans la peau et très difficilement visibles. — Forme littorale et d'eau saumâtre. . . . . . . forme ***niger*** L.

1. STEINDACHNER (1868) trouve aux jeunes du *G. auratus* 44-46 écailles et aux individus âgés 50-53. Je n'ai jamais compté plus de 47 écailles chez cette espèce.

b. — Longueur jusqu'à 15 cm. ; livrée généralement plus claire ; écailles bien visibles sur la nuque et la gorge. — Forme côtière. . forme *jozo* L.

5. — D². 1/10-11 ; A. 1/9-11. — Les 2 séries occipitales transverses postérieures *o* comprises entre les longitudinales *g* et se rencontrant sur la ligne médiane — Long. 3-4 cm. — Méditerranée. . . . . *G. depressus*[1] Kolomb.

— D². 1/13-16 ; A. 1/10-14. — Les 2 séries *o* situées en avant des séries *g* et ne se rencontrant pas sur la ligne médiane. — Long. 10-27 cm. 6

6. — Pectorales pourvues de rayons crinoïdes 7

— Pectorales sans rayons crinoïdes. 10

7. — Membrane antérieure des ventrales formant des lobes latéraux bien développés. — Long. 18-27 cm. ; Ec. l. 60-68 ; vert. 29. — Atlantique et Méditerranée. . . . . *G. capito* C. et V.

— Membrane antérieure des ventrales non lobée. 8

8. — Ventrales nettement plus courtes que les pectorales, leur extrémité largement distante de l'anus ; partie supérieure des joues et des opercules pourvue d'écailles ; une bande claire au bord supérieur de D². — Segments inférieurs des séries sous-orbitaires transversales 5 et 6 reportés très en arrière des segments supérieurs correspondants ; ébauche du canal muqueux infra-orbitaire munie d'un petit foramen contigu au segment supérieur de la série 6 ; une seule rangée longitudinale de séries latérales du tronc (*ltm*) — Long. 12 cm. ; Ec. l. 52-57 ; vert. 28-29. — Atlantique et Méditerranée . . . . *G. paganellus* L.

— Ventrales presque aussi longues que les pectorales, leur extrémité pouvant atteindre l'anus. — Segments inférieurs des séries sous-orbitaires transversales 5 et 6 situés dans le prolongement des segments supérieurs ou à peine en arrière de ceux-ci ; pas d'ébauche de canal muqueux infra-orbitaire au moins 3 rangées longitudinales de séries latérales du tronc *ltm*. — Long. 10-16 cm. ; Ec. l. 53-56 ; vert. 28-29. — Méditerranée. 9

9. — Nuque écailleuse[2] ; marbrures foncées irrégulièrement disposées dans les régions dorsale et ventrale, larges taches diffuses sur les flancs. — Série longitudinale antérieure *x* du sillon oculo-scapulaire commençant au-dessus ou en avant du foramen β.. *G. cruentatus* L.

— Nuque sans écailles ; pas de marbrures foncées dorsales ou ventrales, taches obscures au niveau de la ligne latérale plus petites, plus nettes et plus nombreuses. — Séries *x* commençant en arrière du foramen β. *G. geniporus* C. et V.

10. — Teinte générale claire, ponctuée régulièrement de noir sur les côtés de la tête et les nageoires impaires, l'anale exceptée ; tache noire à la partie supérieure de la base des pectorales ; ventrales transparentes, leur extrémité atteignant

1. Ces caractères sont ceux de la var. *zebrata* Kolombatovic (1891). La var. *quadrivittata* est bien différente de coloration. Cette dernière — et sans doute aussi la var. *zebrata* — a 60 écailles en ligne longitudinale.

2. STEINDACHNER (1863) qui réunit en une seule espèce les *G. cruentatus*, et *geniporus* dit avoir trouvé la nuque écailleuse ou sans écailles dans les deux variétés. Tous les *G. cruentatus* examinés par moi avaient, comme d'ailleurs celui figuré par STEINDACHNER, la nuque écailleuse, ce qui n'a été le cas pour aucun des *G. geniporus* que j'ai étudiés.

l'anus. — Les deux séries occipitales transverses postérieures *o* situées en avant des séries longitudinales *g* et ne se rencontrant pas sur la ligne médiane; segments inférieurs des séries sous-orbitaires transversales 5 et 6 situées en arrière des segments supérieurs correspondants ; série longitudinale *d* interrompue par un large intervalle ; série préoperculo-mandibulaire interne *i* interrompue en son milieu. — Long. 4,5-9,5 cm. ; Ec. l. 55-60. — Méditerranée. . . . . **G. bucchichii** Stndr.

— Teinte générale brune, marbrée de noir ; joues et base des pectorales marquées de blanc ; tache noire arrondie à la base de la caudale ; ventrales obscures n'atteignant pas l'anus. — Long. 14-18 cm. ; Ec. l. 60-64. — Méditerranée . . . . **G. ophiocephalus**[1] Pall

Observations. — Dans ces tableaux qui renferment 27 espèces — les seules, croyons-nous, qui soient strictement définies et désormais d'une détermination facile — ne figurent pas les *G. scorpioides* Collett et *orca* Collett. Ces pygmées du genre présentent d'ailleurs un ensemble de caractères spéciaux qui les mettent en marge des groupes que nous avons établis ici. Par l'absence de membrane antérieure aux ventrales ils doivent rentrer dans le sous-genre *Lebetus*, et l'ignorance complète ou le peu que nous savons de la disposition de leurs organes ciathiformes ne nous permet pas d'entrevoir leurs véritables affinités. La distinction des deux espèces se fait aisément grâce à la livrée brillante et caractéristique dont elles sont revêtues. (v. Holt et Byrne **1901**. Le Danois **1910** et **1913**.)

Nous avons également laissé de côté les espèces propres à la mer Noire. Elles nous sont inconnues en nature, et il en existe de bonnes descriptions et d'excellentes figures dans le récent travail d'Antipa **(1909)**.

On trouve en outre dans la littérature méditerranéenne les diagnoses incomplètes et ambiguës de quelques autres formes dont on ne sait si elles constituent de bonnes espèces ou si elles se rattachent à celles déjà connues. Tels sont le *G. ater* Belloti qui semble bien peu différent du *G. niger;* le *G. punctipinnis* Canestr. qu'il paraît difficile de séparer du *G. geniporus;* le *G. Panizzæ* Verga dont la coloration rappelle un peu celle du *G. vittatus* et qui n'est certainement pas — ainsi qu'on l'avait prétendu — le ♂ du *G. Kneri*, mais pourrait bien être une bonne espèce. Il est enfin particulièrement malaisé de savoir à quoi correspondent les *G. pusillus* de Canestrini et *fasciatus* de Cocco.

1. La disposition des papilles cutanées du *G. ophiocephalus* est inconnue.

Remarques sur l'évolution des Espèces

Dans les tableaux qui précèdent il est fait allusion à certains points de la bionomie de nos formes européennes sur lesquels il est utile d'insister.

Caractères adaptatifs. — On doit tout d'abord rappeler que les *Gobius* sont des Poissons de rivages par excellence, peu actifs, vivant parmi les prairies d'algues ou de zostères, ou parmi les rochers qui bordent la côte[1], et qu'un grand nombre des caractères qui leur donnent une physionomie propre sont dus précisément à leur adaptation à ce genre de vie — adaptation qui ne réussit pas à masquer leurs étroites relations avec les *Percidæ*. Parmi ces caractères adaptatifs nous citerons : la réunion des ventrales et leur soudure en un disque adhésif qui permet la fixation de l'animal sur les rochers, sur les pierres, sur les algues ; l'étalement des pectorales, souvent observé chez les formes benthiques relativement sédentaires, et dont les rayons inférieurs peuvent servir à appuyer l'animal alors qu'il repose sur le fond, tandis que les rayons supérieurs devenus crinoïdes servent d'organes du tact ; enfin l'aplatissement dorso-ventral de la partie antérieure du corps, autre conséquence de la vie benthique.

Les *Gobius* de nos côtes n'appartiennent pas tous à des formes littorales ; on trouve aussi parmi eux des espèces côtières, généralement moins sédentaires, chez lesquelles les particularités que nous venons d'énumérer, et qui se montrent ainsi réellement sous la dépendance du milieu, sont fort atténuées ou même totalement absentes. Dans tous les groupes, sauf dans celui du *G. Lesueuri* dont nous ne connaissons que des représentants de haute-mer, on trouve ainsi réunies des espèces côtières et des espèces littorales qui, en dépit des caractères de convergence qui semblent de prime abord les rapprocher davantage de telle ou telle forme d'habitat identique mais appartenant à un groupe voisin, montrent entre elles de réelles affinités. On pourrait donner plusieurs exemples de ces rapprochements inattendus et instructifs ; nous nous bornerons à invoquer celui que nous fournissent les *G. quadrimaculatus* et *colonianus*.

Le *G. quadrimaculatus* est une espèce du large, que les pêcheurs

1. On pourrait les appeler *actiobenthiques*. (ακτιος, qui se plaît sur les rivages) par opposition aux formes benthiques de haute mer ou *pelagobenthiques*

prennent au chalut sur les fonds vaseux du plateau continental. Son corps est arrondi, élancé, sa hauteur est comprise 6 fois 1/2 dans sa longueur, la tête est pointue et les yeux reportés sur la ligne dorsale ne laissent entre eux qu'un intervalle extrêmement réduit. Les ventrales, médiocrement développées, sont transparentes, et réunies par une membrane antérieure très mince et très fragile ; les pectorales sont allongées et se terminent en pointe. Le *G. colonianus*, qui mène au bord du rivage une existence sédentaire parmi les algues et les rochers, a le corps trapu, déprimé dans sa partie antérieure, sa hauteur est comprise environ 5 fois dans sa longueur ; le museau est tronqué carrément, l'espace interorbitaire large est aplati. Les ventrales bien développées sont réunies par une membrane solide, les pectorales sont étalées et arrondies.

Malgré ces différences très nettes qui ne permettent aucune confusion, ces deux espèces sont étroitement apparentées. Non seulement leurs nageoires, leurs écailles, leur colonne vertébrale ont des formules identiques, mais elles offrent aussi dans la constitution de leur système de la ligne latérale les mêmes remarquables particularités. Toutes les deux présentent notamment le caractère exceptionnel d'avoir conservé dans la structure de leurs canaux muqueux céphaliques une disposition très primitive ; les papilles y sont rares et le plus souvent remplacées par des foramens donnant directement accès dans la lumière des canaux sous-jacents. Toutes les deux montrent une dispersion étonnante, et qu'on peut aussi considérer à bon droit comme primitive, des papilles latérales du tronc : chaque écaille a sa série de telle sorte que l'ensemble constitue un réseau de papilles s'étendant à tout le corps aux dépens duquel se différencieront chez les autres formes les séries propres à chaque région déterminée.

De telles ressemblances portant sur des caractères fondamentaux, donnent leur juste valeur aux légères différences qu'ont entre elles ces deux espèces. Et l'on peut dire que les *G. quadrimaculatus* et *colonianus* ne se distinguent que dans la mesure où ils sont adaptés à un genre de vie différent et par le degré de spécialisation atteint dans cette voie par chacun d'eux.

Caractères sexuels secondaires. — Le plus ou moins grand développement des caractères sexuels secondaires paraît être aussi en relation avec l'habitat des espèces considérées. Le dimorphisme qui en résulte porte principalement sur la forme de la papille uro-génitale, sur

la coloration des nageoires et l'allongement de leurs rayons. Or l'on observe à cet égard suivant les espèces : ou bien l'absence totale de caractères sexuels — sauf en ce qui concerne la forme de la papille urogénitale qui a un rôle dans l'émission des produits génitaux et doit être considérée comme un caractère sexuel primaire — ou bien l'apparition de caractères spéciaux seulement chez les mâles, donnant lieu à un dimorphisme sexuel très net, ou bien l'apparition des mêmes caractères sexuels chez les mâles et chez les femelles.

Les *Gobius* du groupe du *G. Lesueuri* qui sont tous des formes de haute mer ne montrent pas, à proprement parler, de dimorphisme. Aucun caractère particulier, si ce n'est peut-être un plus grand développement de la première dorsale des mâles, n'apparaît à l'approche de la maturité sexuelle chez les *G. Lesueuri* et *macrolepis* tandis qu'on observe à ce moment *dans les deux sexes* un léger allongement des nageoires impaires du *G. Friesi*. Dans le second groupe on saisit nettement la relation qui existe entre la manière d'être des espèces et l'importance que peuvent prendre ces caractères sexuels. Le *G. quadrimaculatus* qui vit dans la région côtière arrive à maturité sans aucune modification de forme ni de livrée ; il en est de même du *G. Jeffreysii* qui a des mœurs identiques ; mais le *G. colonianus*, espèce essentiellement littorale, acquiert au contraire un dimorphisme tel que les jeunes, les femelles et les mâles adultes ont été pris pour des espèces différentes[1]. Dans le groupe du *G. minutus* dont toutes les espèces vivent près du rivage les mâles adultes revêtent des couleurs plus vives que celles des femelles, mais ne paraissent pas être sensiblement modifiés dans leur forme. Dans le dernier groupe enfin, les mâles des espèces franchement littorales, *G. paganellus*, *niger*, etc., se distinguent nettement des jeunes et des femelles. Le *G. niger*, qu'on rencontre sous des formes différentes à la côte et au large, présente à ce point de vue, suivant le cas, des variations curieuses à observer. Tandis que seuls les mâles de la forme *niger* ont la première dorsale surélevée et pourvue de rayons filamenteux, dans la forme *jozo* qu'on prend seulement au chalut et à une certaine distance du rivage ce caractère se retrouve dans les deux sexes.

En résumé, on constate que les espèces du large n'ont pas de dimorphisme sexuel ou ont un dimorphisme très atténué, alors que les mâles

1. STEINDACHNER ET KOLOMBAVIE (1883) ont reconnu que le *G. Lichtensteini* St. et Kol. n'était autre que le jeune *G. colonianus*.

adultes des espèces littorales sont facilement distincts des femelles. Cette relation n'implique pas, bien entendu, une influence directe de l'habitat ; il est beaucoup plus vraisemblable de supposer que les modifications qui surviennent au moment de l'émission des produits sexuels sont liées au rôle plus ou moins important qui revient à chaque sexe. On sait — GUITEL (1892-1895) pour plusieurs espèces en a fait le récit passionnant — à quelles manœuvres amoureuses se livre le mâle pour inviter la femelle à pondre ses œufs et quels soins il prend ensuite pour surveiller la ponte et l'éclosion. Or, nous ignorons si ces faits, qui jusqu'ici ont seulement été observés pour des formes littorales, se produisent également chez les espèces du large. Peut-être celles-ci ont-elles des habitudes tout autres et les mâles se bornent-ils à l'acte rapide de la fécondation. Et il paraît établi (NEWMANN 1908) que lorsque chez les Poissons l'action des hormones testiculaires détermine l'apparition de caractères sexuels propres aux mâles, elle détermine en même temps une exagération de l'instinct sexuel.

RÉPARTITION ET DISPERSION DES ESPÈCES. — Nous avons indiqué, au début de cette note, que le g. *Gobius* est surtout bien représenté dans les mers sub-tropicales et que pour notre faune les espèces méditerranéennes sont beaucoup plus abondantes et plus variées que les espèces océaniques. Cette proportion est nettement établie dans le tableau suivant.

ESPÈCES EXCLUSIVEMENT MÉDITERRANÉENNES	ESPÈCES COMMUNES A L'ATLANTIQUE ET A LA MÉDITERRANÉE	ESPÈCES EXCLUSIVEMENT ATLANTIQUES
G. macrolepis	*G. Lesueuri*	*G. Friesii*
G. quadrimaculatus	*G. Ruthensparri*	*G. Jeffreysii*
G. colonianus	*G. microps*	*G. pictus*
G. affinis	*G. niger*	*G. minutus*
G. quagga	*G. paganellus*	
G. Kneri	*G. capito*	
G. Canestrini		
G. elongatus		
G. depressus		
G. zebrus		
G. cruentatus		
G. geniporus		
G. auratus		
G. vittatus		
G. bucchichii		

Alors que 15 espèces appartiennent en propre à la Méditerranée,

4 seulement sont exclusivement océaniques. Même en ajoutant à cette liste les deux représentants, uniquement septentrionaux du s. g. *Lebetus*, les *G. scorpioides* et *orca*, on reste frappé de la pauvreté relative des mers du nord en Gobiidés. Cette pauvreté ressort encore davantage du fait que les *G. Friesii, Jeffreysii* et *pictus* paraissent être des formes représentatives, et en quelque sorte diminuées, d'espèces qui ont en Méditerranée leur complet développement.

Parmi les espèces communes aux deux mers, celles qui sont abondantes dans l'une et dans l'autre (*G. microps, niger, paganellus*) sont intéressantes à observer sans la manière dont elles se comportent ici et là. Le *G. microps*, comme toutes les formes liées à un habitat particulier et bien défini, se retrouve identique dans l'Océan et dans la Méditerranée toujours auprès des estuaires, dans les étangs saumâtres, offrant les mêmes mœurs, la même physionomie.

Le *G. paganellus*, très polymorphe dans les eaux méridionales, se présente sous trois formes dans lesquelles Cuvier et Valenciennes voyaient trois bonnes espèces : le *G. bicolor* Gm., le *G. paganellus* C. V. et le *G. maderensis* C. V. Dans l'Atlantique, au nord de Gibraltar, ses caractères sont plus stables, la var. *maderensis* n'existe plus et la var. *bicolor* semble rare.

Le *G. niger* est extrêmement variable en Méditerranée ; il y revêt deux formes principales : une forme littorale et surtout d'eau saumâtre (*G. niger* s. str.) généralement plus petite (10-12 cm.), plus obscure, dont l'allongement de la première dorsale est strictement lié au dimorphisme sexuel des mâles et dont l'écaillure de la partie antérieure du corps est réduite, et une forme côtière ou du large (*G. niger jozo* L.) généralement plus grande (jusqu'à 15 cm.), de teintes plus claires, dont la première dorsale est normalement plus haute que la seconde dans les deux sexes, et dont la gorge et la nuque possèdent des écailles bien visibles. Mais parmi les individus que nous rangeons dans ces deux formes de nombreuses variations moins importantes se reconnaissent qui ne laisseraient pas de rendre les déterminations douteuses si l'on n'avait à sa disposition de sérieux caractères anatomiques. Dans l'Océan les deux formes sont encore représentées jusqu'à la hauteur du golfe de Gasgogne, mais semblent déjà mieux fixées. On ne trouve point notamment en dehors de la Méditerranée le type *longiradiatus* de Risso, modification fréquente du *G. jozo*, ni le type *viridis* Risso du *G. niger*. Plus au nord, la forme *niger* paraît seule exister et, sous une livrée parfois changeante,

reste toujours suffisamment reconnaissable pour que les ichthyologistes mêmes les plus enclins à la subdivision des espèces n'aient jamais songé, à multiplier à son sujet les noms nouveaux qui eussent enflé sa synonymie. Nous avons donc ici un exemple très net d'une espèce qui en Méditerranée présente un polymorphisme intense que nous voyons dans l'Océan s'atténuer graduellement du Sud au Nord.

Le cas du *G. niger*, particulièrement typique, pourrait bien nous offrir comme un raccourci de l'histoire de nos *Gobius* européens ; et nous envisagerions volontiers la Méditerranée avec sa faune si riche et si exubérante comme un centre où nos principales espèces se seraient différenciées et demeurent encore, mais duquel se seraient éloignées quelques formes — dont on retrouve les représentants — qui au fur et à mesure de leur migration vers le Nord se font plus rares et perdent de leur variabilité.

Genres **APHIA et CHRYSTALLOGOBIUS**

Les genres *Aphya* et *Crystallogobius* montrent une adaptation graduelle et de plus en plus parfaite du type *Gobius* à la vie pélagique. Anatomiquement très voisins du g. *Gobius*, ils ne s'en distinguent que par de légères modifications dans la dentition et l'apparition de certains caractères adaptatifs : allongement et compression latérale du corps, transparence, etc.

Or, on retrouve tous ces caractères dans les stades post-larvaires pélagiques de quelques *Gobius* peu spécialisés. Les larves du *G. Lesueuri* notamment présentent une ressemblance frappante avec de jeunes *Aphya* ou *Crystallogobius*. Et comme chez ces derniers les glandes sexuelles entrent de très bonne heure en activité — celles d'un *Crystallogobius* ♀ de 14 mm. de longueur totale s'engagent déjà au-dessus de l'anale — on est tenté de considérer ces deux genres comme de vrais *Gobius* arrivés à maturité à l'état larvaire, comme un cas particulier de *progenèse*. « Chaque fois qu'il y a progenèse dans un type déterminé, on constate donc un arrêt de croissance et de développement : l'animal progénétique a, par suite, l'aspect d'une larve sexuée, lorsqu'on le compare soit à l'autre sexe, soit aux formes voisines qui ne présentent pas le phénomène de la progenèse ». Giard **1887** p. 24).

Quoi qu'il en soit de cette manière de voir — qui semble d'ailleurs s'accorder parfaitement avec la vie si éphémère de ces animaux — nous

devons noter que dans l'un et l'autre genre ces caractères larvaires se maintiennent surtout chez les femelles qui disparaissent, on le sait, après la ponte. Les mâles, qui assument à ce moment le rôle important de veiller à l'éclosion des œufs et deviennent sédentaires, arrivent à un développement plus complet. Pour les *Crystallogobius*, ils atteignent une taille nettement plus grande, ce qui est exceptionnel chez les Téléostéens, et possèdent une première dorsale et des ventrales qui font défaut à l'autre sexe.

Le G. *Aphya*, exclusivement propre à notre faune, renferme deux espèces qui se distingue de la façon suivante :

— D^2. 1/9-10 ; A. 1/9 ; branchiospines inermes ; Long. 3-3,5 cm. ; Vert. 30 — Méditerranée. . . . . *A. Ferreri* Buen et Fage.
— D^2. 1/12-13 ; A. 1/12-13 ; branchiospines armées de dents ; Long. 4-5 cm. ; Vert. 27. — Atlantique et Méditerranée. . . . . . *A. minuta* Risso

L'unique espèce du g. *Crystallogobius : Cr. Nilsonii* (Düb. et Kor.) se trouve dans l'Atlantique et la Méditerranée.

Genre **ELEOTRIS**

Le g. *Eleotris*, dont nous avons fait connaître (1907) les deux seules espèces européennes, mais qui compte de nombreux représentants dans le Pacifique, l'Océan Indien et l'Atlantique sud, diffère à première vue du g. *Gobius* uniquement par la séparation des ventrales placées côte à côte. Un examen superficiel pourrait donc faire prendre les *Eleotris* pour des *Gobius* moins spécialisés auxquels manquerait la ventouse ventrale.

En réalité ces deux genres sont séparés par de profondes différences anatomiques que révèle leur ostéologie, notamment : la présence chez les *Eleotris* d'un mésoptérygoïdien ou ptérygoïdien interne bien développé, d'un hypercoracoïd large, donnant insertion aux rayons supérieurs des pectorales qui chez les *Gobius* s'inserrent directement sur le cleithrum. Ces différences ont été jugées telles que certains auteurs, T. Regan (1911) en particulier, font deux familles distinctes les *Gobiidæ* et les *Eleotrididæ* dans le sous-ordre des *Gobioidea*.

Il est sans doute vraisemblable qu'en dépit d'une conformité d'allure, remarquable, que viennent encore accentuer des adaptations analogues à celles qui ont amené la différenciation du g. *Gobius*, ces deux genres ont évolué séparément mais parallèlement. Leurs mœurs, leur manière d'être sont identiques.

Nous distinguerons ainsi les deux espèces qui sont propres à la Méditerranée :

— 24-26 écailles en ligne longitudinale ; branchiospines à 5 dents ; à la base de la caudale une paire ventrale et dorsale d'écailles triangulaires pourvues de longues épines ; Vert. 28 ; Long. 1,9-3 cm. — Méditerranée occidentale et orientale. . . . . **E. balearicus** Fage et Pellegrin.

— 30-32 écailles en ligne longitudinale ; branchiospines à 10-12 dents ; écailles basilaires de la caudale rectangulaires ; Long. 3-7 cm. — Méditerranée (îles Baléares). . . . . **E. Pruvoti** Fage.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1909. Antipa (Gr.). Fauna Ichtiologicà a Romànici. (*Acad. Romana. Publicatiunile Fondului vasile Adamachi* n°XVI).

1893. Carus (J. V.). Prodomus Faunæ mediterraneæ. Vol. II.

1907. Fage (Louis). Essai sur la faune des Poissons des îles Baléares etc. (*Arch. Zool. exp. 4e série t. VII* n° 2).

1914. — Sur le *Gobius minutus* Pall. et quelques formes voisines. (*Bull. Soc. Zool. France* t. XXXIX n° 7).

1888. Garman (S.). On the lateral canal system of the *Selachia* and *Holocephala*. (*Bull. Mus. comp. Zool.* XVII).

1899. — Reports on an Exploration of the west coasts of Mexico, etc. (*Mem. Mus. Comp. Zool. Harvad.* Vol. XXIV. The Fishes.)

1887. Giard (A.). La castration parasitaire et son influence sur les caractères extérieurs du sexe mâle chez les Crustacés décapodes. (*Bull. sc. France et Belgique* t. XVIII).

1892. Guitel (Fr.). Observations sur les mœurs du *Gobius minutus*. (*Arch. Zool. exp.* 2e série t. X).

1895. — Observations sur les mœurs du *Gobius Ruthensparri*. (*Arch. Zool. exp.* 3e série t. III).

1887. Günther (A.). Report on the Deep. sea Fishes. (*Challenger*. Vol. XXII).

1901. Holt (E. W. L.). and Byrne (L. W.). The British and Irish Cobies. (*Ann. rep. Fish. Ireland f.* 1901. Pt. II. App. IV).

1891. Kolombatovic (G.). Gobü della Dalmazia. Spalato.

1910. Le Danois (E.). Sur la faune Ichthyologique du Maërl. (*Bull. Soc. Zool. France* t. XXXV. p. 167).

1913. Le Danois (E.). Contribution à l'étude systématique et biologique des Poissons de la Manche occidentale. (*Ann. Inst. Océan Monaco* t. v. fasc. 5).

1887. Lendenfeld (P. D.). Report on the structure of the phosphorescent organs of Fishes. (*Challenger*. Vol. XXII. App. B.).

1908. Newman. A significant case of hermaphroditism in Fish. (*Biol. Bull.* Vol. 15 p. 207).

1889. Raffaele (F.). Nota intorno alle specie mediterranee del genere *Scopelus*. (*Mith. Zool. Sat. Neapel.* Bd. 9).

1911. Regan (C. Tate). The osteology and classification of the Gobioid Fishes. (*Ann. Mag. Nat. Hist.* 8e série. Vol. VIII p. 729).

1911. Sanzo (L.). Distribuzione delle papille cutanee e suo valore sistematico nei Gobi. (*Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd.* XX. Hf. 2).

1870. Schultze (F. E.). *Arch. Mikr. Anat.* Bd. VI p. 62.

1899. Smitt (F. A.). Preliminary notes on the arrangement of the genus *Gobius*, with an enumeration of its european species. (*Ofv. Kongl. Vetensk. Akad. Förhand.* no 6. Stockolm.).

1868. Steindachner (Fr.). Ichthyologischer Bericht über eine nach Spanien und Portugal unternommene Reise. Ve Forsetzung. (*Sitzungb. K. Akad. Wiss. Wien.* Bd. LVII).

1883. Steindachner (Fr.). und Kolombatovic (G.). Beiträge zur Kenntniss der Fische der Adria. (*Sitzungsb. K. Akad. Wiss. Wien.* Bd. LXXXIX).

ARCHIVES
DE
ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
FONDÉES PAR
H. DE LACAZE-DUTHIERS
PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE
G. PRUVOT
Professeur à la Sorbonne
Directeur du Laboratoire Arago
ET
E. G. RACOVITZA
Docteur ès sciences
Sous-Directeur du Laboratoire Arago

Tome 55. NOTES ET REVUE Numéro 3.

V

SUR QUELQUES PROTISTES PARASITES RENCONTRÉS à VILLEFRANCHE-SUR-MER

PAR
G. TRÉGOUBOFF

Reçu le 18 octobre 1915,

Grâce à la bienveillante autorisation du regretté professeur A. Korotneff, décédé récemment, ainsi qu'à celle de M. le Dr Davydoff, j'ai pu faire, en hiver et au printemps derniers, un long séjour au Laboratoire russe de Zoologie de Villefranche-sur-Mer et étudier un certain nombre de Protistes parasites nouveaux ou peu connus.

Dans cette première note je vais décrire :

I un Cilié astome nouveau, parasite cœlomique de *Pneumodermopsis ciliatum* Ganglb, Ptéropode Gymnosome ;

II relater quelques observations sur *Trichophrya salparum* Entz, en faisant connaître deux formes nouvelles, l'une de *Morchellium argus* et l'autre de *Pyrosoma elegans*, bien différentes de la forme type ;

III signaler un mode très particulier d'accouplement d'une Grégarine appartenant au genre *Porospora*, *Porospora pisae* Léger et Duboscq.

I. — **Perezella pneumodermopsidis** n. sp.

Ce petit Cilié, qui vit dans la cavité générale du peu commun Ptéropode Gymnosome *Pneumodermopsis ciliatum* GANGLBAUER [1], a été trouvé seulement dans deux exemplaires sur plusieurs dizaines d'individus examinés, une fois par M. SCHITZ, qui s'en est désisté aimablement en ma faveur, et une autre fois par moi-même dans un exemplaire déjà fixé en vue d'une étude cytologique. Dans les deux cas l'infection était intense ; toute la cavité cœlomique de l'hôte était absolument remplie par ces Infusoires qui, observés sur le vivant, tantôt nageaient rapidement dans le liquide sanguin, tantôt se tenaient immobiles, accolés contre les tissus, ou s'insinuaient dans les moindres replis des organes sans se fixer en aucune sorte. L'Infusoire est allongé, de petite taille, ne dépassant que rarement 50 μ de longueur sur 14-15 μ dans la partie moyenne du corps, la plus large (fig. 1 *a*). Chez les individus qui se préparent à la division transversale la taille s'accroît légèrement et peut atteindre 60 μ ; on trouve aussi des individus plus petits, de 35 μ au plus et de forme globuleuse ou piriformes, qu'il est facile de reconnaître pour des produits d'une division transversale toute récente. L'extrémité antérieure du corps, susceptible de s'incurver de façons très diverses suivant les mouvements, est effilée, la postérieure au contraire arrondie.

La face ventrale est légèrement aplatie ou concave, et l'extrémité antérieure de l'Infusoire se trouve par là même être infléchie dans le même sens. La ciliation est uniforme, tous les cils sont à peu près de même longueur et mesurent près de 4 μ. Ils sont répartis sur 14 rangs longitudinaux plus ou moins espacés, structure qui paraît être constante, parallèles entre eux dans la partie moyenne du corps et se rapprochant aux extrémités. Chaque cil prend naissance sur un corpuscule basilaire. A ce corpuscule correspond une petite racine ciliaire qui se présente sous forme d'une baguette très colorable sur les frottis ou sur les coupes colorés à l'hématoxyline ferrique (fig. 1 *b*). Le corps de l'Infusoire est revêtu d'une cuticule mince, très légèrement renflée aux insertions ciliaires, et ne montre pas trace de cytopharynx, l'Infusoire étant complètement astome. L'endoplasme est très clair sur le vivant et paraît être homogène, sans enclaves d'aucune sorte. Il existe une vacuole pul-

1. Je dois la détermination précise de l'hôte à l'obligeance de M. le professeur A. VAISSIÈRE, que je prie d'agréer pour cette indication mes remerciements les plus sincères.

satile située invariablement à la partie postérieure de l'Infusoire dans le sens médian et qui mesure 4 μ de diamètre environ.

Le macronucléus unique chez les individus adultes est sphérique de 8-10 μ de diamètre ; il occupe toujours la partie centrale de l'endo-



FIG. I. *Perezella pneumodermopsidis n. sp.* — *a et b* ; coupes longitudinale et transversale des Infusoires adultes *c, d, e* et *f* stades successifs d'une division binaire transversale ; × 900. Fix. *Bouin, Hématoxyline ferrique.*

plasme et est situé dans le tiers postérieur du corps de l'Infusoire ; au repos, il montre une structure finement granuleuse et homogène (fig. 1 *a* et *b*).

Le micronucléus unique a une situation plus variable ; il est tantôt postérieur au macronucléus, presque au voisinage de la vacuole pulsatile, tantôt en avant du macronucléus ; le plus souvent on le trouve appliqué

contre les parois de ce dernier, logé dans une sorte de petite excavation. Au repos, il se présente comme un petit corpuscule très colorable par l'hématoxyline ferrique, sphérique ou légèrement ovalaire ; il mesure 2-3 μ de diamètre.

De stades évolutifs je n'ai rencontré que d'assez nombreuses figures de division transversale binaire. A cet effet, l'Infusoire grossit légèrement et devient plus renflé dans sa partie médiane, l'aplatissement ventral devenant de moins en moins prononcé (fig. 1 *c*). Le macronucléus se renfle, s'allonge et peut atteindre avant son étranglement jusqu'à 26 μ de longueur sur 12 μ de largeur (fig. 1 *c*). Sa structure se modifie aussi en ce sens que de fine et homogène qu'elle était au repos elle devient granuleuse, constituée par de gros macrosomes. Son étranglement est précédé toujours par la division du micronucléus. Celui-ci se coupe en deux parties égales et massives qui s'éloignent de plus en plus tout en restant reliées entre elles par un connectif peu chromatique et formant ainsi un fuseau, disposé dans le sens de la longueur du corps de l'Infusoire (fig. 1 *d*).

Dans cette division du micronucléus je n'ai pas observé de dispositions particulières fibrillaires de la chromatine, sa masse compacte paraissant se diviser brusquement en deux parties égales. Dans tous les cas observés par moi la division du micronucléus a lieu avant celle du macronucléus et les deux *micronuclei*-fils regagnent leurs positions respectives aux deux extrémités de l'Infusoire. Cette disposition est constante et les *micronucléi*, en exerçant certainement une action sur la division du macronucléus, se comportent en somme comme le corps central d'un Héliozoaire et paraissent jouer ainsi le rôle du véritable centrosome. C'est seulement après que le macronucléus à son tour commence à s'étirer et à s'étrangler en son milieu (fig. 1 *e*) ; cet étranglement est suivi bientôt de celui du corps plasmatique de l'Infusoire qui donne ainsi naissance à deux Infusoires-fils de forme presque ovalaire, ayant au plus 30-35 μ de longueur chacun (fig. 1 *f*).

Le parasite, malgré l'intensité de l'infection, ne paraît pas provoquer de troubles quelconques dans l'organisme de l'hôte, ses tissus présentant l'aspect normal et le Mollusque conservant entièrement la liberté de ses mouvements.

Quant aux affinités de cet Infusoire astome, il trouve sa place tout indiquée à côté de *Perezella pelagica* de CÉPÈDE (1910), parasite cœlomique lui aussi des *Calanides* pélagiques (*Clausia elongata* BŒCK. *Acartia clausi* GIESBRECHT et *Paracalanus parvus* CLAUS), avec laquelle elle

présente des affinités indéniables d'abord au point de vue du mode de vie (tous les deux étant parasites cœlomiques d'animaux pélagiques) et ensuite au point de vue de la structure, ne se distinguant l'une de l'autre que par leur morphologie externe. J'ajoute cependant que tout en faisant rentrer le parasite de *Pneumodermopsis ciliatum* GANGLBAUER dans le genre PEREZELLA, il y a lieu de formuler quelques réserves sur la valeur réelle du genre lui-même, CÉPÈDE ayant créé des genres et même des familles pour chaque espèce distincte étudiée par lui, dont beaucoup appartiennent certainement à un ensemble bien plus homogène, celui des *Collinidés*. Les caractères invoqués par cet auteur pour justifier ce démembrement du groupe — la vacuole pulsatile, mode de vie — dans le cœlome ou dans les différents organes, foie — utérus ou testicule, ne sont pas bien solides, étant en rapport étroit avec le degré du parasitisme et susceptibles par conséquent de subir de modifications appréciables dans les espèces du même genre.

II. — Sur les Trichophrya des Tuniciers

LACHMANN (1859) le premier a constaté la présence des Acinétiens chez les Tuniciers. Il les a trouvés dans les colonies de *Polyclinum* des Mers du Nord et, en notant seulement que cette espèce d'Acinétien vit fixée par une large base dans la cavité digestive de l'hôte, a proposé pour elle le nom de *Trichophrya ascidiarum*, sans donner aucune description.

ENTZ plus tard (1884) a décrit un Acinétien dans les *Salpa democratica* FORSK. de Naples et lui donna le nom de *Trichoprya salparum*, ne tenant pas compte du nom proposé par LACHMANN devenu « *nomen nudum* » faute d'une description suffisante.

L'espèce de ENTZ a servi de type pour tous les autres Acinétiens trouvés ultérieurement par les différents auteurs chez les Tuniciers benthiques-Ascidies simples ou composées. C'est à elle que CALKINS (1901) et COLLIN (1912) ont rapporté toutes les formes trouvées par eux, par le premier dans *Molgula manhatensis* et par le second dans *Ciona intestinalis* L., *Ascidiella scabra*, *Ascidiella aspersa* et dans les colonies de *Botryllus*.

Depuis quelques années déjà, je connaissais une *Trichophrya* qui vit fixée dans la région du cercle péricoronal des ascidiozoïdes de *Morchellium argus*, Synascidie assez commune à Cette. Quoiqu'elle m'ait paru être assez différente de *Trichophrya salparum* ENTZ, je la rattachais à cette dernière espèce, faute du matériel nécessaire pour la comparaison.

Pendant mon séjour à Villefranche-sur-Mer j'ai pu récolter un matériel abondant sur *Trichophrya salparum* Entz qui est assez commune dans les *Salpa democratica-mucronata* Forsk. et étudier une autre forme de *Trichophrya*, non signalée encore, qui vit dans les colonies de *Pyrosoma elegans* Lesueur. L'étude comparée de ces trois formes m'a convaincu que s'il existe des affinités assez étroites entre les *Trichophrya* des Salpes et des Pyrosomes, fait qui n'a rien d'anormal, étant donné la parenté étroite et le mode de vie similaire de leurs hôtes, toutes les deux s'éloignent assez de *Trichophrya* de *Morchellium* pour justifier la création d'un nom spécifique différent pour cette dernière forme. J'aurais proposé volontiers de reprendre le nom de *Trichophrya ascidiarum* de Lachmann pour cette espèce parasite d'une Synascidie. Mais justement le seul caractère indiqué par Lachmann (large base) ne convient pas à l'espèce du *Morchellium*. Je crois donc bon de proposer pour elle le nom nouveau de *Trichophrya morchellii* n. sp.

Trichophrya morchellii n. sp.

Cet Acinétien se distingue de deux autres tout d'abord par sa taille ; en effet les adultes atteignent et même dépassent souvent 120-130 μ de hauteur. (Il est à remarquer que Collin (1912) dans le diagnose du genre *Trichophrya* donne parmi les caractères justement la petite taille des espèces s'y rapportant et ce caractère s'applique bien aux *Trichophrya* des Tuniciers pélagiques qui atteignent à peine la moitié de la taille de celle de *Morchellium*.) La forme du corps est celle d'un cylindre de 50-60 μ de largeur, légèrement rétréci et arrondi aux deux pôles. La partie antérieure du corps est surmontée par un faisceau unique de tentacules gros et courts (fig. 2 *a*), montrant bien nettement sur les coupes leur structure typique avec le canal axial (fig. 2, *b* et *c*). La particularité la plus intéressante au point de vue de la morphologie externe se trouve dans l'adaptation spéciale en vue de la fixation ; en effet la partie postérieure du corps de l'Acinétien montre un certain nombre de crochets ou de prolongements courts et trapus (fig. 2 *a*) qui s'insinuent entre les cellules des tissus de l'hôte et servent à retenir en place tout le corps (fig. 2 *b*). Cette particularité distingue nettement *Trichophrya* de *Morchellium* de toutes les autres *Trichophrya*, qui adhèrent au support par leur fond large et plat sans aucune différenciation rhizoïdale. Le cytoplasme est clair, vacuolaire et rempli d'enclaves de toute sorte et principalement par des globules du pigment jaune. Le macronucléus est en forme de ruban simple ou frag-



FIG. II. *Trichophrya morchellii n. sp.* — *a*, individu adulte montrant les prolongements servant à la fixation ; *b*, coupe longitudinale d'un individu adulte fixé sur le substratum ; *c*, coupe oblique d'un individu adulte montrant trois embryons et les détails de leur structure ; *d*, individu adulte énucléé avec vingt-trois embryons (en coupe optique) ; (*a*, *b* et *d* × 450 ; *c* × 600) ; *Fix. Bouin. Hématoxyline ferrique.*

menté et au moment de la formation des embryons présente la structure caractéristique, étant constitué par de nombreux gros macrosomes (fig. 2 *c*.) La reproduction se fait par bourgeonnement interne multiple et simultané et donne naissance aux embryons très nombreux (dans un parent complètement énucléé j'en ai compté une fois 23 (fig. 2 *d*), ovalaires, de taille généralement petite, atteignant rarement 20 μ de longueur sur 12 μ pour la partie la plus large, couverts de rangs de cils transverses nombreux. Sur quelques uns j'ai pu bien distinguer leur structure interne : un petit micronucléus en voisinage du macronucléus ainsi qu'une sorte de striation longitudinale à l'extrémité effilée avec de nombreux grains de secrétion très colorables par l'hématoxyline ferrique (fig. 2 *c*). Je n'ai assisté ni à la sortie des embryons ni à leur fixation.

Trichophrya salparum Entz.

A la diagnose de cette espèce suffisamment bien faite par Entz (1884), je n'ajouterai pas beaucoup de détails ; j'en donnerai seulement une courte description pour faire mieux ressortir les différences qui existent entre les trois formes de *Trichophrya* étudiées par moi.

Cet Acinétien est généralement de petite taille et à l'état adulte se présente sous une forme assez particulière ; il est aplati au sommet, toujours bien plus large que haut ; un des plus grands individus que j'ai rencontrés mesurait 70 μ de largeur sur 38 μ de hauteur (fig. 3 *a*).

Il est étroitement appliqué par sa base large contre le support et ne présente pas de différenciations d'aucune sorte au point de vue de la fixation. Les tentacules longs et grêles sont disposés en deux faisceaux nettement distincts. L'aplatissement du corps délimite l'orientation nucléaire. Le macronucléus en forme de gros ruban simple est disposé toujours parallèlement à la base. Le cytoplasme souvent incolore est rempli quelquefois de grosses sphérules du pigment jaune. La reproduction se fait par bourgeonnement interne et non simultané ; il n'y a jamais plus de quatre embryons, quelquefois un seul, le plus souvent trois ; les embryons sont ovoïdes et de grande taille, jusqu'à 25-30 μ de longueur, couverts de rangs de cils transverses nombreux.

Trichophrya salparum Entz, *pyrosomae*, n. subsp.

La troisième forme de *Trichophrya* a été trouvée à Villefranche-sur-mer dans les colonies de *Pyrosoma elegans* Lesueur ; elle n'est point rare et se rencontre tantôt seule, tantôt en compagnie d'*Ephelota sessilis*

Collin (1912) ; j'ai récolté notamment quelques colonies des Pyrosomes présentant cette infection mixte ; elles étaient littéralement couvertes par *Ephelota sessilis*, qui tapissaient non seulement la surface externe des colonies, mais aussi les parois de leurs cavités centrales, sans jamais pénétrer à l'intérieur ; par contre les *Trichophrya* étaient étroitement localisées et occupaient la même place que dans les Synascidies.

Par tous ses caractères importants — la forme et la structure des tentacules, le mode de la formation des embryons et leur forme et le nombre, cette *Trichophrya* se rattache intimement au *Trichophrya Salparum* Entz et ne s'en distingue que par l'orientation et la forme de son corps, ainsi que par le mode de fixation.

Quand on examine un Acinétien adulte on se rend compte facilement que le corps peut être décomposé en trois parties distinctes ; on remarque d'abord une sorte de large sole plantaire étroitement appliquée contre le substratum et qui supporte un corps cylindrique, d'abord étroit mais qui s'élargit de plus en plus vers le sommet où il forme deux renflements ou lobes sur lesquels s'insèrent les deux faisceaux bien distincts de tentacules longs et grêles (fig. 3 *b*). L'Acinétien est de petite taille et dépasse rarement 50 μ en hauteur.

Chez un individu de 56 μ de hauteur, un des plus grands que j'ai rencontrés, les mesures respectives pour les trois parties distinctes du corps sont les suivantes : 34 μ de largeur au niveau de lobes tentaculaires 20 μ dans la partie la plus étroite du corps et 44 μ pour la largeur de la base. Le cytoplasme est homogène et incolore. Le macronucléus en ruban simple est orienté en hauteur, perpendiculairement à la base. Le bourgeonnement est interne et comme dans le cas de *Trichophrya salparum* il ne se forme jamais plus de quatre embryons, le plus souvent trois, qui sont d'ailleurs un peu plus petits, ovalaires et mesurent 18-20 μ de longueur pour 12-14 μ de largeur. La ciliation est la même que celle des embryons de *Trichophrya salparum*.

La différenciation du corps de l'Acinétien en trois parties bien distinctes, la base, le corps et la tête est absolument constante chez les *Trichophrya* des Pyrosomes et on peut l'observer déjà chez les individus très jeunes, nouvellement fixés, chez lesquels à peine s'est ébauchée la couronne tentaculaire. Par là, ainsi que par son orientation verticale, elle se distingue de *Trichophrya* des Salpes qui, elle, ne présente jamais cette différenciation d'une partie du corps en une sorte de sole plantaire en vue de faciliter l'adhérence et qui est orientée d'ailleurs dans un sens tout

autre, dans le sens horizontal. C'est pourquoi, tout en maintenant la *Trichophrya* des Pyrosomes dans l'espèce de *T. salparum*, ENTZ, je la désignerai sous le nom d'une sous-espèce à part, *Trichophrya salparum* ENTZ, *subsp. pyrosomœ mihi*.

De cet aperçu rapide de trois formes des *Trichophrya* des Tuniciers on peut tirer la conclusion suivante : *Trichophrya salparum* ENTZ à laquelle les auteurs (CALKINS, COLLIN) ont rattaché toutes les formes rencontrées chez les Tuniciers (Tuniciers pélagiques-Salpes et Tuniciers benthiques-

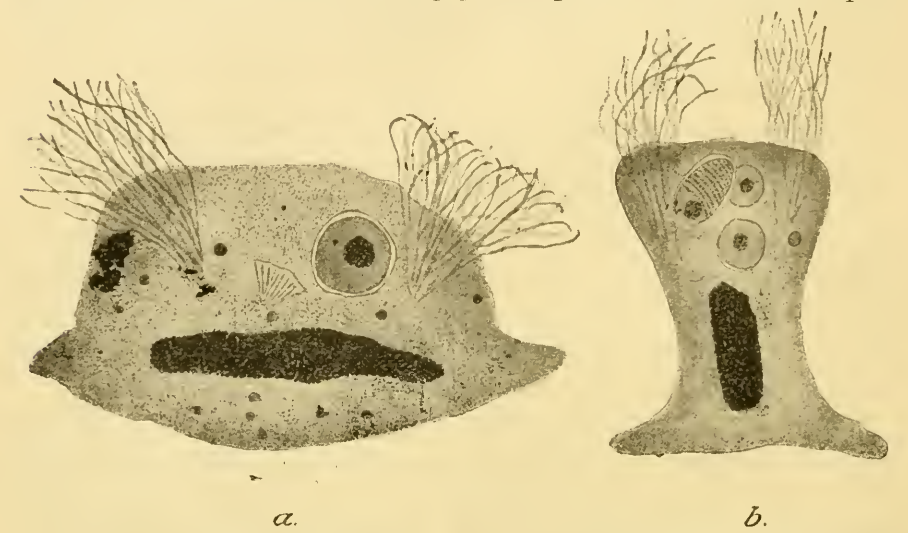


FIG. III. *a. Trichophrya salparum* ENTZ, individu adulte × 950 ; *b, Trichophrya salparum* ENTZ, *subsp. pyrosomae n. subsp.*, individu adulte × 750. Fix. *Bouin, Hématoxyline ferrique.*

Ascidies simples et Synascidies), malgré le polymorphisme très développé qui caractérise le genre tout entier, n'est pas un groupement homogène et nécessite un démembrement ; il faut en exclure, en attendant la révision d'autres formes, au moins *Trichophrya morchellii* qui présente déjà des différenciations spéciales au point de vue de fixation, quand on les compare avec celles des autres *Trichophrya*.

III. — Sur un mode particulier d'accouplement d'une grégarine appartenant au genre Porospora, Porospora pisae Léger et Duboscq.

LÉGER et DUBOSCQ (1911) ont découvert cette Grégarine dans les *Pisa gibsii* de Cette et ont donné une description brève de quelques rares sporadins isolés rencontrés par eux. J'ai retrouvé cette belle *Porospora* dans

le même hôte à Villefranche-sur-mer ; elle y est presque aussi rare qu'à Cette, l'hôte lui-même n'étant pas très commun. Les formes observées par moi étaient des sporadins isolés de grande taille, mesurant près

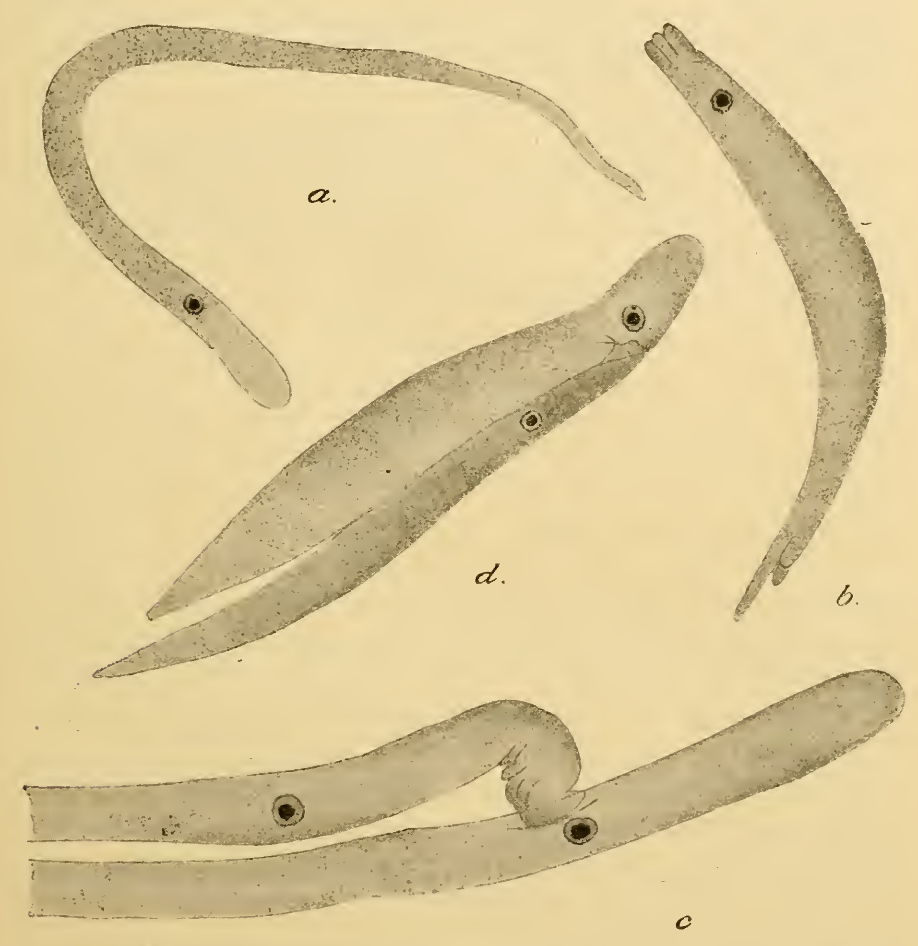


FIG. IV. *Porospora pisae* LÉGER et DUBOSCQ. — *a*, individu jeune ; *b*, Grégarine adulte montrant les prolongements digités aux extrémités et se préparant à l'enkystement solitaire ; *c*, accouplement « par le cou » de deux Grégarines conservant leur aspect normal ; *d*, couple peu de temps avant la formation du kyste double. (*A*, *b* et *c* × 110 ; *d* × 415). Fix. *Bouin*, *Hématoxyline ferrique*.

d'un mm. de longueur, tout à fait semblables à ceux étudiés par LÉGER et DUBOSCQ, mais moins grêles et plus trapus. Dans une seule *Pisa*, j'ai eu la bonne fortune d'observer l'enkystement solitaire et de rencontrer un certain nombre de couples. Les deux *processus*, l'enkystement et surtout l'accouplement, se présentent sous un aspect si différent de ce qu'on connaît chez les *Porospora*, qu'il m'a paru intéressant de les signaler dans

cette note bien que, étant donné la rareté du matériel, je n'aie pas pu suivre toute évolution.

Les Grégarines adultes se rencontrent sous forme de sporadius isolés pendant tout leur accroissement. Arrivée au terme de la croissance la Grégarine peut ou former un kyste solitaire ou s'accoupler pour donner finalement un kyste double.

Enkystement solitaire. — Le *processus* de contraction diffère nettement de celui de la *Porospora* du Homard. En effet la Grégarine en se raccourcissant s'épaissit surtout dans la région moyenne du corps sans montrer de plis transverses. La force de contraction agit surtout sur les deux extrémités de la Grégarine qui, sous son action, se lobent et se découpent en un certain nombre de prolongements donnant l'impression des extrémités ramifiées (fig. 4 *b*). Ils disparaissent au fur et à mesure que l'épaississement central augmente, et finalement la Grégarine devenue réniforme avec quelques rares prolongements digités aux extrémités se plie en deux pour donner un kyste sphérique, simulant parfaitement le kyste double, tout comme *Porospora* du Homard d'après les observations de Léger et Duboscq (1909).

Accouplement. — L'accouplement a lieu entre les deux sporadins sensiblement de même taille ayant gardé encore leur aspect normal, très allongé (fig. 4 *c*); il se fait latéralement, par le cou, si l'on peut s'exprimer ainsi, c'est-à-dire que l'une des Grégarines, sorte de satellite, enfonce son extrémité antérieure dans le corps d'une autre Grégarine, qui reste passive, comme un primite ; il se produit ainsi dans le corps de la première Grégarine une sorte d'excavation dans laquelle est logée seulement la partie la plus antérieure, le reste du corps de la deuxième Grégarine étant libre ou plus ou moins accolé à celui du primite. Il est à remarquer que l'endroit où se produit cet enfoncement se trouve toujours dans la région du noyau de la Grégarine passive, destinée à jouer ultérieurement le rôle du primite ; en même temps, tout comme cela a lieu dans une cellule épithéliale sur laquelle est fixé un céphalin, le noyau du primite subit une attraction et vient se placer en voisinage immédiat de la tête du satellite.

Le couple ainsi formé progresse pendant un certain temps les deux conjoints conservant leur forme ; mais bientôt ils commencent à se renfler dans la partie moyenne, qui peut atteindre jusqu'à 100 μ de largeur, la longueur diminuant proportionnellement ; en même temps le contact entre les corps de deux Grégarines devient plus étroit, l'accollement latéral se produisant sur une surface plus grande (fig. 4 *d*). C'est le prélude

de l'enkystement, qui doit se faire suivant le même processus que pour l'enkystement solitaire, c'est-à-dire sans la métamérisation du corps des conjoints.

Il serait intéressant de poursuivre l'étude de l'évolution de cette Grégarine, ce que je n'ai pas pu faire jusqu'à maintenant vu la pénurie du matériel dont je disposais, pour rechercher s'il n'y aurait pas d'autres particularités dans son évolution ; on peut le supposer, étant donné le mode d'accouplement si particulier et qui ne se retrouve nulle part, ni chez les Grégarines des Crustacés en général, ni chez les *Porosporides* en particulier.

Institut de Zoologie, Montpellier.

AUTEURS CITÉS

1901. Calkins (G. N.). — Marine Protozoa of Woods-Hole. (*Bull. U. S. Fish. Comm.*, T. XXI'.)

1910. Cépède (C.). — Recherches sur les Infusoires Astomes. (*Arch. Zool. expér.* (5), T. III, p. 341-609).

1912. Collin (B.). — Etude monographique sur les Acinétiens. (*Arch. Zool. expér.*, T. LI, p. 1-457).

1884. Entz (G.). — Ueber Infusorien des Golfes von Neapel. (*Mitth. Zool. Stat. Neapel*, Bd. V).

1859. Lachmann. — Neue Infusorien. (*Verh. Naturhist. Ver. preuss. Rheinlande*, Bd. XVI, p. 91).

1909. Léger (L.) et Duboscq (O.). — Etudes sur la sexualité chez les Grégarines. (*Arch. f. Protistenk*, Bd. XVII).

1911. Léger (L.) et Duboscq (O.). — Deux nouvelles espèces de Grégarines appartenant au genre *Porospora*. (*Ann. Univ. Grenoble*, T. XXIII, n° 2).

1899-1901. Sand (R.). — Etude monographique sur le groupe des Infusoires tentaculifères. (*Ann. Soc. Belge Microscop.*, T. XXIV, XXV et XXVI).

VI

ACTION DE L'OXAZINE SUR LES ŒUFS ET LES SPERMATOZOIDES DE L'OURSIN

PAR

MAURICE HERLANT

Reçue le 4 Févriea 1916

Les observations de WERBITZKI, de LAVERAN et ROUDSKY et de LAVERAN [1] ont montré que l'oxazine avait pour effet de détruire le centrosome des Trypanosomes sans altérer leur vitalité : la motilité et la faculté de se diviser persistent ; cette modification acquise est héréditaire.

Je me suis demandé s'il ne serait pas possible d'obtenir par le même moyen des œufs et des spermatozoïdes dépourvus de centrosome. L'importance dynamique considérable de cet élément dans le mécanisme de la fécondation faisait espérer des résultats intéressants. Mais, comme on le verra, ce but n'a pu être atteint et les observations qu'il m'a été donné de faire sont d'un tout autre ordre.

Mes expériences, faites au laboratoire Arago, à Banyuls-sur-Mer, ont porté sur le *Paracentrotus lividus.* L'oxazine dont je me suis servi a été très aimablement mise à ma disposition par M. le professeur Laveran, à qui j'exprime ici mes vifs remerciements. J'ai utilisé uniformément une solution à un pour mille dans l'eau distillée, dont un certain nombre de gouttes étaient ajoutées à une quantité fixe d'eau de mer contenant les œufs ou les spermatozoïdes.

1°) Action de l'oxazine sur les spermatozoïdes

L'expérience type, dont les données ont été établies après tâtonnements, est la suivante :

Le sperme provenant d'un oursin bien mûr est dilué dans de l'eau de

1. WERBITZKI. F. W.. Ueber blepharoblastlose Trypanosomen. (*Centralbl. f. Bakter.. Bd. 53* 1910)

LAVERAN. A. et ROUDSKY D. Au sujet de l'action de l'oxazine (chlorure de triaminophenazoxonium sur les Trypanosomes. (*C. R. Ac. des Sc. 24 juill.* 1911.)

IDEM. Au sujet de l'action de l'oxazine (chlorure de triaminophenazoxonium et de l'akridine (diphémylméthane) sur les Trypanosomes. (*Ibid., 13 novembre* 1911.)

LAVERAN A., Sur les variétés acentrosomiques artificielles des Trypanosomes (*Ibid., 26 avril* 1915.)

mer, de façon à pouvoir être réparti par portions égales de 25 cc. en dix lots. Ceux-ci reçoivent aussitôt des doses croissantes d'oxazine, soit 1, 2, 3, 5, 7, 9, 12, 15, 20 et 25 gouttes. Au bout de quatre heures, un examen microscopique montre que la motilité des spermatozoïdes, intacte dans les deux ou trois premiers lots, diminue ensuite régulièrement jusqu'aux derniers, où ils sont agglutinés, immobiles et colorés de façon diffuse en bleu-violet très pâle.

Quelques gouttes de chacun de ces dix lots sont alors ajoutées à dix lots d'œufs fraîchement extraits de l'ovaire et dont l'aptitude à être fécondés normalement a été éprouvée au préalable. La fécondation est faite dans 25 à 30 cc. d'eau de mer pure et s'effectue en apparence normalement. Toutefois, la proportion des œufs fécondés diminue rapidement dans les lots 8, 9 et 10. Fréquemment, ce dernier même n'en contient aucun, tous les spermatozoïdes ayant été tués par l'oxazine, dont la toxicité est manifeste.

Les premières phases du développement ne présentent rien de particulier ; il n'y a pas de retard appréciable sur les œufs témoins. Au moment de la gastrulation, tous les lots fourmillent de larves nageantes. Mais un examen attentif a montré constamment la particularité suivante : *dans les lots moyens*, c'est-à-dire là où la dose d'oxazine est comprise entre 3 et 9 gouttes, il y a, *outre les larves normales*, un grand nombre de formes anormales, consistant en blastulas et gastrulas dont la cavité est effacée par des amas de cellules arrondies qui, le plus souvent, font saillie au dehors par ce qui devrait être le blastopore. Ces larves tournent rapidement sur elles-mêmes ou décrivent des cercles étroits, mais ne quittent pas le fond des cristallisoirs.

Des formes semblables se trouvent fréquemment dans les cultures parthénogénétiques, polyspermiques et, en général, partout où la segmentation présente des irrégularités. Mais ici l'examen des premiers stades ne montre rien de pareil et il s'agit plutôt d'une altération tardive, se manifestant lors de la formation du mésenchyme. Elle se rattache vraisemblablement à l'influence nocive d'un spermatozoïde plus ou moins intoxiqué par l'oxazine. Mais la prédominance si manifeste de ces larves anormales dans les lots moyens, qu'elles caractérisent de façon frappante, soulève une autre question. Je ne crois pas possible, pour le moment, d'y répondre autrement que par une hypothèse analogue à celle dont G. et P. Hertwig [1] se sont servis pour expliquer l'action du bleu de Méthylène

1. Hertwig. G. and P., Beeinflussung der Männlichen Keimzellen durch chemische Stoffe. (*Arch. f. Mikr. Anat., Bd. 83*, 1913.)

sur les spermatozoïdes d'oursin. On peut, en effet, admettre que les spermatozoïdes d'un même individu ne sont pas tous également sensibles à l'action d'une substance toxique quelconque. Dès lors il se pourrait que, dans les derniers lots, la concentration élevée de l'oxazine n'ait laissé survivre que les spermatozoïdes les plus résistants. Dans les lots moyens, au contraire, si ces derniers assurent la formation de nombreuses larves normales égalcment, un grand nombre d'œufs ont cependant pu être fécondés par des spermatozoïdes déjà fortement intoxiqués, mais ayant encore un reste de vitalité suffisant pour provoquer le développement.

Quoiqu'il en soit, un fait paraît acquis, c'est que *rien, dans ces expériences n'indique une action élective et destructrice du centrosome spermatique.* Ce but devra donc être poursuivi par l'emploi d'autres substances que l'oxazine [1].

2°) Action de l'oxazine sur les œufs

L'expérimentation a été conduite selon la même méthode que pour les spermatozoïdes. Mais les œufs étant beaucoup plus résistants, il a été nécessaire de porter la durée du traitement par l'oxazine à 24 et 28 heures. De plus, les œufs fixant énergiquement dans toute leur masse cette matière colorante, un stade de repos et de lavage de 4 à 18 heures, dans l'eau de mer pure et fréquemment renouvelée a été, le plus souvent, intercalé entre la fin de ce traitement et le moment de la fécondation.

Dans l'expérience type, les œufs sont répartis en dix lots, placés chacun dans 30 cc. d'eau de mer additionnée de 1, 2, 3, 4, 6, 8, 10, 12, 15 et 20 gouttes de la solution d'oxazine à un pour mille ; un lot témoin est laissé dans la même quantité d'eau de mer pure.

Au bout de 24 heures, les œufs sont replacés dans l'eau de mer normale, renouvelée plusieurs fois. Ils y séjournent 18 heures. La fécondation est alors effectuée au moyen de sperme frais, normal, et dont le pouvoir fécondant a été soigneusement vérifié.

Le résultat de l'expérience est fort curieux.

Les œufs témoins, après ce séjour de 42 heures dans l'eau de mer, ont

1. Il y aurait lieu, avant tout, d'essayer l'akridine et le tryposafrol, employés par LAVERAN comme succédanés de l'oxazine. Quelques essais ont été faits avec le vert malachite, dont l'action élective, utilisée par Ed. Van Beneden dans ses travaux classiques sur la sphère attractive, a été observée *in vivo* sur des globules blancs par MARCHESINI (*Boll. Soc. rom. Zool.* t. V, 1896). Mais je n'ai obtenu aucun résultat. Ce produit, qui m'a été obligeamment procuré par M. le professeur Henneguy, est extrêmement toxique, même à des doses infinitésimales et arrête en quelques minutes les mouvements des spermatozoïdes. Le bleu de diphénylamine ne m'a pas donné de meilleurs résultats

tous subi la cytolyse caractéristique des œufs mûrs non fécondés dans les délais normaux.

Le lot n° 1 (1 goutte) se comporte sensiblement de même ; toutefois, un petit nombre (4 à 5 0/0) d'œufs ont été fécondés, mais *sans formation de membrane* (signe caractéristique d'une surmaturation relative) et sans que leur segmentation ait dépassé le stade à 4 ou à 8 cellules.

Le lot n° 2 montre au contraire de 20 à 30 0/0 d'œufs n'ayant pas subi la cytolyse ; ils ont été fécondés et ont formé une membrane, incomplètement soulevée ; leur segmentation s'est également arrêtée à des stades variés, généralement de 16 à 32 blastomères.

Le lot n° 3 offre un aspect semblable, mais il y a toutefois au moins 50 0/0 d'œufs fécondés, présentant des *membranes normales* ; de plus, 1 à 2 0/0 ont atteint le stade blastula.

Le lot n° 4 diffère très nettement des précédents. On n'y trouve pas moins de 90 à 95 0/0 *de blastulas normales* et ayant évolué ultérieurement jusqu'au stade pluteus, et *seulement* 3 *à* 5 0/0 *d'œufs cytolysés.*

Dans les lots suivants, on observe la présence d'un nombre de plus en plus considérable (jusque 98 0/0) d'œufs *non fécondés, intacts et ayant conservé exactement l'aspect des œufs vierges mûrs* ; ils ne présentent aucune trace de cytolyse : celle-ci n'a débuté, en général, que le surlendemain. Quant aux œufs qui ont été fécondés, leur développement se poursuit normalement, mais dépasse rarement, dans les derniers lots du moins, le stade blastula ; la cause de cet arrêt doit être cherchée dans une modification physique de la gangue gélatineuse des œufs qui, malgré les lavages, reste fortement colorée en rouge violacé et est manifestement durcie et rétractée ; l'éclosion de la blastula est, de ce fait, impossible ou se fait très mal, une partie de la larve restant engagée dans la membrane. Ce durcissement de la gangue doit être également la cause du petit nombre des œufs fécondés dans les derniers lots.

Le fait saillant qui se dégage de cette expérience est qu'*une dose moyenne d'oxazine* (4 à 5 gouttes d'une solution à 1 0/00 dans 30 cc. d'eau de mer) *exerce une action nettement favorable sur les œufs mûrs de l'Oursin en les préservant de la cytolyse et en prolongeant ainsi leur vie.* Ces œufs conservent intacte leur faculté d'être fécondés, de former une membrane de fécondation et de se développer normalement, alors que ceux qui n'ont pas été traités par l'oxazine ou ne l'ont été que par des doses trop faibles (ou agissant trop peu de temps) ont perdu ces propriétés depuis longtemps.

Un rapprochement s'impose immédiatement à l'esprit entre ces résultats et ceux obtenus par J. LOEB, qui a montré qu'on pouvait prolonger la vie des œufs vierges en suspendant leurs oxydations, soit par l'absence d'O, soit par l'action de KCN ou du chloral. Il semble, à première vue, que telle doit être également l'action de l'oxazine. Mais les considérations suivantes mettent en doute la valeur de cette hypothèse.

Notons d'abord ce fait que, tandis que KCN ou l'hydrate de chloral ou l'absence d'oxygène s'opposent au développement de l'œuf fécondé normalement, l'*oxazine est au contraire sans action appréciable sur celui-ci* : des œufs fécondés et placés aussitôt après, par lots, dans de l'eau de mer contenant des doses croissantes de cette substance se sont développés très régulièrement et ont atteint le stade pluteus en même temps que les témoins ; cela suppose, assurément, l'intégrité des oxydations. Ce n'est qu'à des doses très fortes (30 à 35 gouttes pour 30 cc. d'eau de mer) qu'une action toxique se manifeste, mais elle est alors brusque et se traduit par la destruction très rapide des œufs.

Enfin, dans leurs recherches sur les Trypanosomes, LAVERAN et ROUDSKY arrivent au contraire à cette conclusion que l'oxazine doit probablement agir par oxydation. Ils se basent sur le fait que KCN et les alcaloïdes qui suspendent les oxydations annihilent aussi l'action de l'oxazine.

Le mécanisme de l'action préservatrice de cette substance sur l'œuf vierge, si nettement mise en évidence par une série d'expériences absolument concordantes, paraît donc difficile à élucider pour le moment.

Banyuls-sur-Mer, 1er *février* 1916.

ARCHIVES
DE
ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE

FONDÉES PAR
H. DE LACAZE-DUTHIERS

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

G. PRUVOT
Professeur à la Sorbonne
Directeur du Laboratoire Arago

ET

E. G. RACOVITZA
Docteur ès sciences
Sous-Directeur du Laboratoire Arago

Tome 55. NOTES ET REVUE *Numéro 4.*

VII

NOTE PRÉLIMINAIRE SUR LE *CRIBELLUM* ET LE *CALAMISTRUM* DES ARAIGNÉES CRIBELLATES ET SUR LES MŒURS DE CES ARAIGNÉES

(2e NOTE) (1)

PAR

JEANNE BERLAND
Licenciée ès-sciences.

I

Reçu le 22 décembre 1915.

Parmi les Araignées les plus communes en automne se trouve le *Dictyna viridissima* Walck. Cette petite Araignée du groupe des Cribellates atteint l'état adulte vers la mi-septembre. Elle est reconnaissable à sa couleur d'un vert tendre. La femelle cependant est seule entièrement de cette couleur, car le mâle a le céphalothorax et les pattes d'un beau ton de rouille, l'abdomen étant vert comme celui de la femelle. Le mâle se distingue en outre de cette dernière par sa taille plus petite, par ses pattes

(1) Voir, pour la première note, Jeanne Berland 1913. *(Arch. Zool. Exp. et Gén., tome 51. Notes et Revue n° 2)*



Fig. 1. *Dictyna viridissima* × 8. Les deux sexes venus à la rencontre l'un de l'autre s'observent.

plus longues et par son abdomen plus mince et moins convexe. Le *Dictyna viridissima* vit sur les feuilles de lierre, de vigne, d'aralia, et d'une façon générale, sur les arbustes ayant des feuilles assez larges encore bien colorées par la chlorophylle dont elle ne se distingue qu'avec peine.

Le mâle et la femelle vivent en bon voisinage; lorsque la petite toile, en réseau irrégulier et la retraite de la femelle ont été trouvées, il est très facile avec un peu d'attention de découvrir celle du mâle. Souvent, les deux sexes occupent la même feuille ; parfois la femelle se tient à la face supérieure d'une feuille alors que le mâle en occupe la face inférieure.

Le 20 septembre 1915, j'ai pu assister à l'accouplement de *Dictyna viridissima* dans un jardin, c'est-à-dire à l'état libre ; j'ai ensuite capturé un grand nombre de ces Araignées et très aisément j'ai obtenu l'accouplement au laboratoire d'Anatomie Comparée en Sorbonne où avec l'aide de la loupe binoculaire j'ai pu préciser quelques détails à peine entrevus la première fois, les Dictynes étant de petite taille (long. de la femelle 6 mm. environ, longueur du mâle, 3,5 mm. à 4 mm. et la position d'accouplement les confondant l'un avec l'autre.

J'avais fait lors de ma première observation quelques croquis que je joins à cette note afin de situer plus aisément les positions successives prises par chacun des sexes au cours de la copulation. Par un temps frais et clair, très ensoleillé, à 9 h. 5′, je découvris un mâle de *Dictyna viridissima* logé sous une feuille d'Aralia qui, presque aussitôt, quitte cette retraite pour parcourir rapide-

ment la surface supérieure de la feuille. Il ne tarde pas à y rencontrer l'extrémité des fils de la toile irrégulière de la femelle et s'arrête ; la femelle est à l'abri dans sa retraite, formée de deux valves à peu près rondes de soie fine tissée très serré, close de toutes parts, sauf en deux endroits situés en face l'un de l'autre.

10 h. 5′, la femelle est toujours parfaitement immobile ; le mâle toujours à la même place, s'agite, la femelle paraît d'abord un peu inquiète, puis redevient tranquille.

10 h. 10′, le mâle s'avance sur la toile de la femelle qui est sortie de sa coque ; ils restent ainsi immobiles, face à face, leurs yeux s'affrontant;

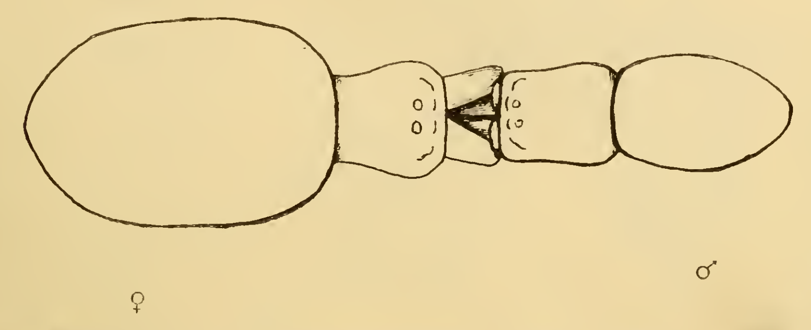


FIG. II. *D. viridissima* × 9. Croquis exécuté par-dessus. Première position d'accouplement. Les chélicères de la ♀ embrassent celles du ♂.

puis, rapidement, ils se retournent complètement ; la femelle rentre dans sa coque, le mâle regagne l'extrémité de la feuille d'aralia. (fig. 1)

10 h. 15′, le mâle revient vers le bord de la toile, la femelle court sur lui; il s'enfuit et la femelle regagne sa coque ; je supposai que tout était fini et que la femelle refusait l'accouplement.

10 h. 25′, le mâle avance précipitamment, pénètre sous la coque de la femelle qui, à l'instant même, lui fait face brusquement et jette ses pattes des deux premières paires autour de lui. A ce moment les deux partenaires sont face à face, les céphalothorax s'affrontant et demeurant rectilignes avec les abdomens. Je vois alors la femelle agiter ses chélicères sans pouvoir distinguer ce qu'elle fait. Sous la loupe binoculaire, je pus préciser ce geste d'apparence menaçante (croquis fig. 2) : la femelle écarte ses chélicères latéralement, ouvre ses crochets et referme ceux-ci en embrassant étroitement la base des chélicères du mâle. A ce propos, je ferai remarquer combien ce geste est étrange et déroutant ; à l'ordinaire, c'est le mâle qui maintient la femelle ; je reviendrai sur ce détail plus loin.

Peu à peu le mâle se glisse, s'insinue sous la femelle, puis s'arc-boute sur ses filières et sa quatrième paire de pattes ; en même temps, son céphalothorax demeure dans un plan horizontal, l'abdomen se rapprochant de la verticale (croquis, fig. 3).

La femelle exécute la même série de mouvements, se soulève, s'accote sur ses filières et sa quatrième paire de pattes, le céphalothorax reste horizontal, l'abdomen peu à peu prend une position verticale. En fait, à ce moment, le couple, vu de profil se présente ainsi, en commençant par le plan supérieur (fig. 4) : céphalothorax de la femelle horizontal, abdomen vertical, céphalothorax du mâle au-dessous du céphalothorax de la femelle et horizontal, les crochets des chélicères de cette dernière étroitement refermés autour de la base des chélicères du mâle, l'abdomen vertical ; les parties terminales des deux abdomens ne se touchent pas, bien que fort près l'une de l'autre [1]. Si au lieu de regarder de profil nous regardons le couple par-dessus, le mâle est complètement caché. Les positions des pattes sont les suivantes : La paire I du mâle passe par-dessus la paire I de la femelle. Les paires de pattes II et III passent en dessous des paires II et III de la femelle et s'appuient sur l'abdomen de celle-ci. La paire IV sert de point d'appui. Pour la femelle, les positions des pattes sont réciproques : paire I passant sous celle du mâle, paire II et III passant sur celles du mâle, paire IV formant point d'appui.

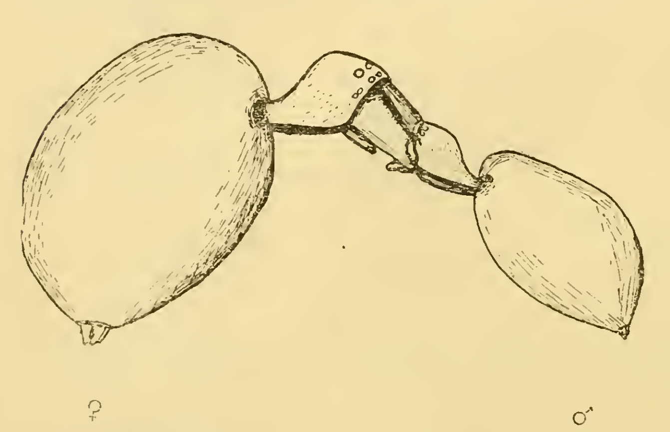


Fig. III. *D. viridissima* × 9. Croquis exécuté de profil. Deuxième position d'accouplement.

L'accouplement n'est pas encore commencé, les positions nécessaires sont prises, le mâle agite ses deux pattes génitales et de leur extrémité il touche légèrement en tâtonnant la région de l'épigyne de la femelle. A ce moment, l'hématodocha de chaque patte génitale du mâle est

1. Le dessin étant fait au grossissement de 12, réduit de 1/4 sur la figure, l'écart entre les deux abdomens au naturel est de 1 ^{mill}. 5 à 2 ^{mill}. environ.

invisible. Des périodes de repos succèdent aux périodes de mouvement. Pendant celles-ci la femelle, en réponse à l'attouchement délicat du mâle contracte légèrement son abdomen pour faciliter à ce dernier la copulation. Après quelques essais, la partie distale d'une patte génitale trouve la fente de l'épigyne s'y introduit doucement, l'hématodocha se gonfle, saille, la copulation est commencée. (fig. 4)

Les contractions de l'hématodocha visibles très aisément ont lieu rythmiquement : environ une contraction toutes les dix secondes. L'accouplement ci-dessus décrit commencé à 10 h. 30′ finit à 10 h. 59′.

A ce moment le mâle retire rapidement sa patte génitale de l'épigyne et très vite sort de la retraite de la femelle, traverse la toile et, presque sans répit, va féconder une deuxième femelle occupant un autre lobe de la feuille d'aralia.

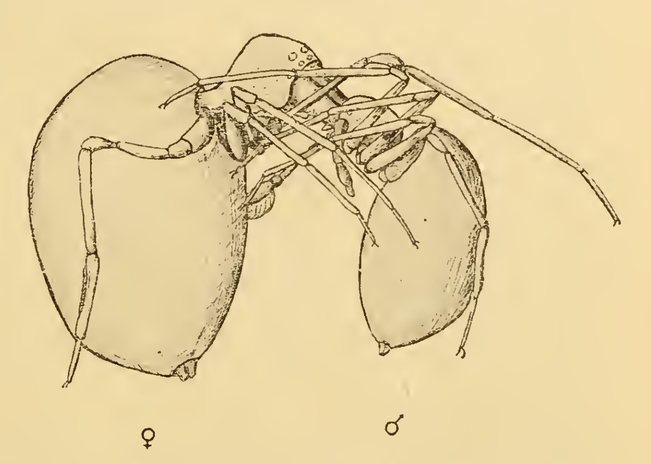


Fig. IV. *D. viridissima* × 9. Position définitive pendant la copulation.

L'observation attentive sous la loupe binoculaire me permit pour d'autres individus accouplés de constater la façon vigoureuse dont les chélicères de la femelle embrassent celles du mâle pendant toute la durée de l'accouplement. A première vue, le geste de la femelle me parut si dangereux pour le mâle que je m'empressai de les séparer à l'aide d'aiguilles montées, ce qui n'était pas du tout nécessaire. A chaque expérience nouvelle, la femelle saisit les chélicères du mâle avec la même impétuosité et la même solidité.

A ce propos, je citerai la note de Montgomery : « Sur l'accouplement de *Dictyna volupis* Keyserling, » à la page 130, cet auteur dit : in all the species it is the male that embraces the female, she remaining motionless ; the male embraces with his legs and in *Tetragnatha* and *Pachygnatha* with his chelicera also. »

Dictyna viridissima W. appartient au deuxième groupe du genre *Dictyna*, espèces généralement automnales à *cribellum* divisé et dont les chélicères du mâle ne sont pas incurvées, mais à bords parallèles, et

pourvues à la base, sur leur face antérieure, d'un gros bourrelet saillant

Tandis que *D. volupis* Keyserl., observé en Amérique par Montgomery, appartient au premier groupe dont le type est *D. arundinacea* L. espèces vernales à *cribellum* indivis et dont les chélicères du mâle, étroites et sans bourrelet basal, sont fortement courbées en sens inverse au point de circonscrire un hiatus.

Il semble que les chélicères du mâle de *D. viridissima* se prêtent à être saisies par celles de la femelle ; leur bourrelet basal étant probablement destiné à empêcher leur glissement sur la région frontale. Celles de *D. volupis* mâle semblent au contraire mieux conformées pour saisir celles de la femelle, ce qui n'a cependant pas été observé par l'auteur américain.

Les différences essentielles entre l'accouplement des deux espèces (*D. viridissima* et *D. volupis*) peuvent se résumer ainsi :

A { *Dictyna volupis* : la femelle a le céphalothorax et l'abdomen en ligne droite, le mâle également.
D. viridissima : la femelle a le céphalothorax et l'abdomen à angle droit, l'abdomen étant vertical, même position pour le mâle.

B { *D. volupis* : les extrémités des deux abdomens divergent de plus de 45 degrés.
D. viridissima : les extrémités des deux abdomens parallèles sont presque en contact (écart 2 mm. environ).

C { *D. volupis* : ni la femelle ni le mâle ne se maintiennent par leurs chélicères.
D. viridissima : la femelle tient fortement le mâle par ses chélicères.

Ces différences m'ont paru suffisantes pour valoir la description, qui fait l'objet de cette note.

Pour terminer, je donne dans le tableau ci-dessous, relevé d'après mes notes, les variations dans la durée de l'accouplement de *D. viridissima*.

Dictyna viridissima	Durée de l'accouplement	
	1er accouplement	2e accouplement
♀ 1 × ♂ I	1 h. 30′	0
♀ 2 × ♂ II	» 45′	0
♀ 3 × ♂ III	» 45′	0
♀ A × ♂ I	» 20′	0
♀ B × ♂ II	» 29′	♂ II 30′
♀ C × ♂ IV	» 40′	0

♀ D × ♂ II	»	50′	0		
♀ E × ♂ IV	»	45′	0		
♀ F × ♂ II	»	40′	0		
♀ G × ♂ II	»	40′		♂ IV	28′
♀ 6 × ♂ I	»	30′	(1)	♂ I	40′
♀ 8 × ♂ II	»	40′			
♀ 5 × ♂ I	refusa tout accouplement.				

II

Méthode de Fixation et de Coloration des toiles d'Araignées.

Toiles d'Araignées Cribellattes.

Dictyna viridissima W. et *Filistata testacea* Forsk.

Depuis 1910 j'étudie les Araignées Cribellates et leurs organes spéciaux, *cribellum* et *calamistrum*; organes suffisamment importants pour servir à répartir les Araignées vraies en deux sections : *Cribellates* et *Ecribellates*. Je m'occuperai dans cette note de la méthode propre à l'étude des toiles d'Araignées et je donnerai comme exemples des toiles d'Araignées cribellates moins bien connues que celles des Araignées ecribellates.

J'avais été très frappée au cours de l'examen fréquent de fragments de toiles de Cribellates de la difficulté de l'observation et de la conservation de ces fragments. Ces toiles se composent en effet de fils de différentes grosseurs et de mucus, le tout très transparent. Pour les observer entre lame et lamelle à un grossissement suffisant, il me fallait, ou restreindre l'éclairage et l'observation devenait incommode, ou éclairer franchement et au bout de quelques secondes, l'œil ébloui ne pouvait plus rien distinguer.

De plus, les toiles des Cribellates sont souvent irrégulières et l'emmêlement de leurs fils ne simplifiait pas l'observation. Enfin, la conservation de ces fragments n'était pas satisfaisante.

Je pensai donc que si je pouvais faire subir aux fils un traitement comparable à celui en usage pour le montage, et l'observation des pièces histologiques, je pourrais me constituer des matériaux faciles à conserver et à observer.

D'abord il fallait choisir un fixateur et les difficultés à résoudre étaient

1. Le deuxième accouplement eut lieu après la ponte de deux cocons par la femelle.

nombreuses : le mucus se dissolvant dans l'eau, d'office tous les fixateurs en solution aqueuse devaient être éliminés ; le fixateur de plus ne devait produire sur le mucus ni contraction, ni dilatation.

J'essayai des vapeurs d'acide osmique, qui fixèrent à merveille les poussières tombées sur les toiles et pas du tout les toiles elles-mêmes. L'acide picrique, en solution alcoolique, ne me donna pas de bons résultats ; l'alcool et sublimé pas davantage ; l'alcool pur à différents degrés de concentration, l'aldéhyde formique, le fixateur de Carnoy, la liqueur de Flemming, le sulfate de magnésie, se montrèrent défectueux ; le résultat général de tous ces fixateurs était de résoudre le mucus en gouttelettes.

Enfin un mélange d'alcool absolu et d'aldéhyde formique me donna tout ce que je pouvais espérer, après les inévitables tâtonnements destinés à établir les quantités proportionnelles de ces deux liquides.

La comparaison de fragments de toiles fixées à d'autres échantillons de toiles non fixées les révéla semblables d'aspect. Voici les proportions d'alcool absolu et d'aldéhyde formique qui formèrent ce fixateur : alcool absolu 3 parties, formol du commerce à 40 0/0 1 partie. Mais à la fixation histologique s'ajoute un agent propre à maintenir la préparation fixée sur la lame pour la facilité des manipulations ultérieures, colorations, lavage, déshydratation, etc.

Pour cette seconde opération, je n'ai pas réussi jusqu'à présent ; la présence d'albumines dans les parties composantes de la toile empêchant l'emploi de la colle de Meyer couramment employée.

Je suppléai à ceci en faisant mes prélèvements de toile de la façon un peu spéciale que j'indiquerai à propos de chaque toile étudiée, en même temps que les précautions à prendre pour obtenir des toiles relativement sans poussières.

Mes recherches portèrent ensuite sur les colorants appropriés, pensant que ces toiles, si diverses d'aspect, pourraient bien de plus être de composition chimique différente. L'expérience confirma cette façon de voir. J'indiquerai pour chaque toile les colorants dont j'ai fait usage ainsi que les temps employés.

Jusqu'à présent (fin novembre 1915), j'ai fixé et coloré les toiles des espèces suivantes recueillies dans les environs de Paris et dans le département des Pyrénées-Orientales : *Filistata insidiatrix* Forskol, *Zoropsis ocreata* C. Koch, *Œcobius annulipes* Lucas, *Uloborus plumipes* Lucas

(Banyuls-sur-Mer) ; *Amaurobius similis* Blackw., *Dictyna viridissima* Walckenaer (Paris).

Je décrirai ici, à titre d'exemples, les toiles de *F. insidiatrix* et *D. viridissima.*

Remarquons d'abord que les toiles recueillies à l'état libre sont plus ou moins souillées de poussières.

Les Cribellates qui construisent des toiles régulières (Uloborides) les refont en entier lorsqu'une proie à brisé leurs spires géométriques ; il est relativement aisé, les habitudes de l'Araignée étant connues, d'avoir une toile très fraîche indemne de souillures, mais les Cribellates qui filent un réseau irrégulier, soit sur les feuilles (comme la Dictyne) soit à l'orifice d'une excavation aménagée en retraite (comme la Filistate), ne refont pas complètement leur toile ; elles se contentent de la réparer en y posant quelques fils de-ci de-là, pour remplacer ceux qui furent déchirés.

Les Araignées Cribellates sont sédentaires, la captivité n'influe que très peu sur leur mode particulier de filer. J'ai donc recueilli et installé au mieux de leurs habitudes le plus d'individus possible, et, soit dans des boîtes de Pétri un peu grandes, soit dans des cristallisoirs recouverts en partie d'un morceau de verre, en partie de mousseline, soit dans des cuvettes rectangulaires en carton, vitrées à la partie supérieure, j'ai obtenu des toiles fraîches presque sans poussières, parfois même tout à fait indemnes.

Pour la toile de *Dictyna viridissima*, voici comment j'ai effectué mes prélèvements de fils cribellés :

Je rappelle brièvement que la Dictyne établit sa retraite et sa toile à la face supérieure de larges feuilles vertes. A première vue, cette toile paraît des plus irrégulières, mais sous une loupe à faible grossissement et avec quelque peu de patience et d'attention, une certaine symétrie apparaît dans ce réseau désordonné : ce sont, d'une part, des fils non cribellés longs, minces, presque disposés en séries radiées. Ce ne sont évidemment pas là les rayons réguliers d'une toile orbiculaire d'Ulobore, mais encore cela pourrait y être comparé sans trop d'exagération. Ces fils sont attachés d'une part à la retraite, ou à son très proche voisinage, d'autre part à quelque distance de cette retraite, et ce par des disques d'attache de forme arborescente ou, le plus souvent, par des fils extrêmement fins entassés en zigzags serrés. Ces fils longs et disposés plus ou moins radiairement sont reliés entre eux par des fils cribellés ; ici encore, ressemblance de l'emplacement et du rôle de ces fils avec les spires cribellées des

toiles régulières d'Ulobores. Or, ces fils cribellés offrent une disposition particulière. Ils sont attachés d'un côté à des fils comparables à des rayons alors que leur autre extrémité est tantôt fixée sur un fil radié, tantôt sur la surface de la feuille elle-même et si nous considérons leur direction propre, les fils cribellés dessinent des lignes brisées, les angles étant assez aigus (fig. 5 croquis indiquant les fils radiés en noir, les fils cribellés en pointillé et le fond de la boîte en grisé). Le fil cribellé est posé directement sur la feuille par l'Araignée y appuyant ses filières.

Ici plus de disque d'attache, la partie agglutinante du fil cribellé suffit à coller le fil sur la toile. Par suite de cette disposition, il est impossible de prélever ces fils cribellés sans les déranger ; le plus fin scalpel, les ciseaux les plus minces étant bien trop épais, je dus agir de la façon suivante : Je logeais les Dictynes dans des boîtes de Pétri et une fois qu'elles avaient filé leur retraite (laquelle ne comporte pas de fils cribellés) j'enlevais toute la toile avec une paire de pinces entourée d'ouate bien serrée autour des pointes. Puis je disposais au fond de la boîte des lamelles très minces nettoyées au xylol. Généralement, vingt-quatre heures après, les Dictynes ayant filé à nouveau pour réparer le grand

FIG. V. *D. viridissima* × 4. Schéma de la retraite et d'une partie de la toile. — R = retraite. — P = Paroi de la boîte de Pétri. — 1, 2, 3, 4, 5, 6 = fils plus ou moins radiés non cribellés. — a, b, c, d = fils cribellés. — U, V, X, Y, Z = points d'attache des fils cribellés sur le fond de la boîte de Pétri.

dommage causé, il ne me restait plus qu'à soulever doucement la lamelle par un bord et à couper autour les fils soulevés. Ainsi, sans désordre, sans déplacement, j'ai obtenu des fils cribellés intacts.

J'ai dû pour les toiles de Dictynes modifier les proportions des composants du fixateur employé qui ne convenait qu'à demi pour ces seules toiles : j'ajoutai une quantité d'alcool absolu égale au tiers du volume du fixateur préparé primitivement, puis après la déshydratation lente et progressive, j'essayai la double coloration la plus usuelle : Hématéine à 1 p. 100, ou Hémalun à 10 p. 100, puis Eosine à 10 p. 100, ou Eosine orange-aurantia (éosine 6, orange 4, aurantia 2, dans 80 cmc. d'eau).



Fig. vi. *D. viridissima*. Microphotographie gr. 115. (N° du cliché 23. N° de la préparation histologique. 98 d.)

D'une façon générale, cette double coloration donne d'excellents résultats. La pratique donne pour la première coloration un temps variant de dix à vingt minutes, pour la seconde coloration, au plus dix minutes. Pour mes préparations de toiles de *Dictyna viridissima*, la première coloration ne prit pas du tout, la seconde très bien. Voici donc l'aspect d'une préparation colorée à l'éosine seulement, l'orange et l'aurantia ne prenant pas plus que l'hématéine. Mucus d'un rose franc, fil en feston irrégulier (fil cribellé à proprement parler), brun-rose très réfringent ; selon l'éclairage, il se détache en brun foncé opaque ou bien en rose très clair, comme irisé, fils conducteurs rose très pâle.

Ensuite lavage à l'alcool faible, très rapide.

Je fis aussi des essais avec la Thionine (1 gr. dans 50 cmc. eau) en solution concentrée acidifiée par l'acide phénique (1 gr. dans 50 cmc. eau).

La deuxième solution ajoutée à la première après dissolution complète.

Filtrer juste avant de s'en servir. Temps de coloration, dix à douze minutes. Lavage à l'eau rapide. Le mucus prend une belle teinte violet-rose.

le fil cribellé violet sombre, les fils conducteurs restent très pâles, à peine mauves.

Puis, mise à sécher des préparations à l'étuve, deux jours à 27°. Enfin montage en bordant les lamelles à la paraffine. Ces préparations de Dictynes n'ont pu être déshydratées suffisamment pour effectuer le montage au baume du Canada, car les fils cribellés de cette Dictyne ont la propriété désagréable de déterminer, au moment de la déshydratation totale, la précipitation de tous les colorants essayés, ce qui conduit à ce double résultat négatif : décoloration des fils cribellés et projection de fines granulations ou de cristaux sur toute la préparation. Le montage à sec donne d'excellents résultats. Toutes mes autres préparations, même celles de toiles d'*Amaurobius* (si voisins cependant des *Dictyna*) ont été totalement déshydratées, montées au baume et (certaines faites depuis trois ans) sont demeurées intactes depuis lors.

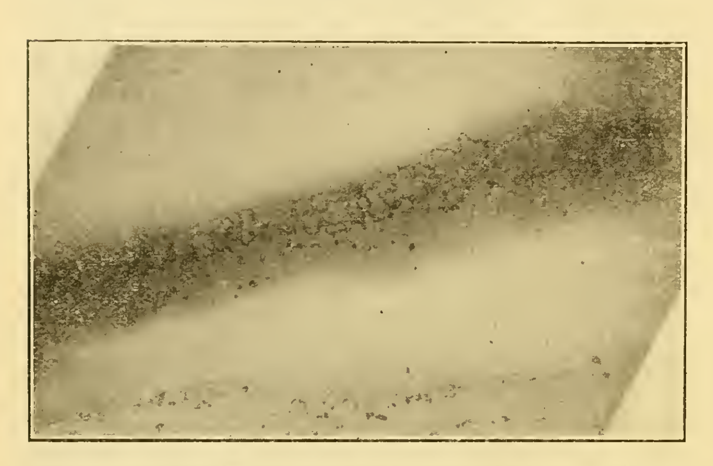


Fig. vii. *D. viridissima.* Microphotographie, gr. 130. (N° du cliché, 25 c. N° de la préparation histologique, 98 c.)

J'ai fait avec des préparations de *D. viridissima* des microphotographies à des grossissements variant de 120 à 200 diam. La fig. 6 montre une de ces microphotographies : au centre, un fil non cribellé et, prenant appui sur ce dernier, des fils cribellés [1]. Ceux-ci montrent au travers de la gaine de mucus leurs festons à peine symétriques, tandis que les deux fils conducteurs extrêmement fins ressortent par leur seul aspect rectiligne.

La fig. 7 est une autre microphotographie où un fil cribellé (gr. 130) se détache isolément au centre de l'épreuve photographique, comme sur la fig. 6, les mêmes éléments sont facilement discernables : 1° deux fils

1. Les courants osmotiques au moment de l'hydratation qui suit la fixation courbent un peu en arc les fils cribellés toujours rectilignes sur les toiles fraîches.

conducteurs non cribellés très fins; 2° deux fils cribellés en feston ; 3° gaine de mucus.

Voici la grosseur totale du fil cribellé prise à la limite externe du mucus avec le micromètre objectif 1 mm. = 100 p 5,5 μ.

Les épaisseurs des fils composants sont tellement minimes que je n'en ai pas pris la grosseur, craignant de commettre des erreurs.

Toile de *Filistata insidiatrix* Forsk. — Je ne présente pas comme une nouveauté, ce que j'ai pu observer sur la toile de *Filistata insidiatrix* Forsk. mais dans le but de rectifier ce qui a été dit à propos de sa structure. Comstock, en 1912, dans son ouvrage intitulé « The spider's book », a illustré de fort belles photographics décrit la toile et les fils cribellés des *Filistata.* En 1913, j'ai donné un dessin de ces fils cribellés, où je n'ai pas mis en évidence, faute de l'avoir clairement vu, ce que j'ai distingué aisément depuis avec les préparations colorées qui permettent l'emploi au microscope de forts grossissements.

Je rappelle, d'après Comstock, les différentes parties composant un fil cribellé :

I : deux fils conducteurs ou fils primaires.

II : deux fils axes du fil cribellé ou fils secondaires.

III : fil cribellé enroulé « *autour* » des deux fils axes.

IV : mucus.

J'ai retrouvé et vu ces différentes parties composantes, mais l'observation précise et minutieuse de fil cribellé de la Filistate m'a permis de me rendre compte que le fil en bouclettes n'est pas enroulé « *autour* » des fils-axes, mais qu'il y est seulement accolé.

La vis micrométrique permet de mettre au point une boucle du fil cribellé successivement de la partie la plus éloignée de l'objectif à la partie la plus rapprochée et à aucun endroit, le fil-axe de Comstock ne passe au travers de la bouclette, ce fil y est en simple contact, maintenu par le mucus... mais il peut aussi bien en être écarté.

D'ailleurs, observons une Filistate faisant usage de son *cribellum* et de son *calamistrum* (soit avec la patte gauche, soit avec la patte droite) et représentons-nous bien que le *cribellum* est situé le plus en avant de la face ventrale de l'abdomen ; comment le fil cribellé pourrait-il s'enrouler autour des deux autres fils ?

La manœuvre serait si compliquée, les fils étant émis à l'état fluide il faudrait que le fil en bouclettes coupât à chacune des bouclettes

les fils axes émis simplement par contraction des filières, l'accolement des fils axes au fil en bouclettes étant au contraire extrêmement simple.

La fixation des fils de Filistate se fait sans difficulté. La double coloration hématéine, éosine, donne d'excellents résultats. La déshydratation et le montage au baume se font aisément. Le mucus est rose, les fils axes violets, et le fil cribellé prenant fortement l'éosine se détache avec une netteté précieuse.

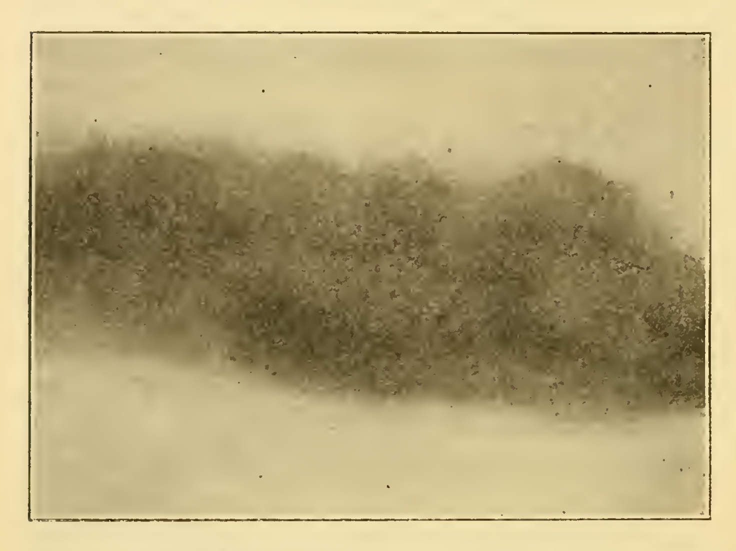


Fig. VIII. *Filistata insidiatrix*. Microphotographie, gr. 125. (Cliché K, N° de la préparation histologique, 25 b.)

Pour les toiles de *Filistata insidiatrix*, j'ai également des microphotographies, faites avec l'aide obligeante de M. le docteur Wintrebert (fig. 8). J'ai entrepris quelques expériences sur le fonctionnement du *cribellum* et du *calamistrum* chez la *Filistata testacea*. Celles-ci n'étant pas tout à fait terminées feront l'objet d'une note ultérieure.

Travail fait au laboratoire d'Anatomie comparée en Sorbonne ; Paris XII. 1915

BIBLIOGRAPHIE

1911. Courtois (Jeanne). Note sur le *cribellum* et le *calamistrum* des Araignées Cribellates. (*Diplôme d'études supérieures*, *Faculté des Sciences*, Paris.)

1913. Berland (Jeanne). Note préliminaire sur le *cribellum* et le *calamistrum* des Araignées cribellates et sur les mœurs de ces Araignées. (*Arch. Zool. Exp. et gén.*, tome 51. *Notes et revues n°* 2.)

1914. — Note sur le cycle vital d'une Araignée cribellate : *Uloborus plumipes*. Lucas. (*Arch. Zool. Exp. et Gén.*, tome 54. *Notes et revues n°* 3.)

1912. Comstock (J.-H.).The spider book, p. 289-299.)

1903. Montgommery. Studies on the habits af spiders, particularly those af the Mating period. (*Noc. Acad. Nat. Sc. af Pphiladelphia* 1903 pp. 59 — 149. — p. 120 The mode of embrace in copulation).

VIII

LE RÔLE PHYSIOLOGIQUE DES CELLULES PÉRICARDIQUES DES INSECTES ET LEUR COLORATION VITALE PAR LE CARMINATE D'AMMONIAQUE

(NOTE PRÉLIMINAIRE)

PAR

A.-Ch. HOLLANDE

Chargé de cours à l'École supérieure de Pharmacie de Nancy.

Reçue le 22 Janvier 1916

Les cellules péricardiques des insectes sont disposées, comme leur nom l'indique, tout autour du sinus cardiaque ; elles sont reliées entre elles et au sinus par des fibres musculaires striées et de fines fibrilles lisses.

Il existe, en général, deux noyaux par cellule. Entre les noyaux et le protoplasme périphérique se voient de nombreuses vacuoles dont quelques-unes fusionnent fréquemment entre elles pour former de grands lacs intra-protoplasmiques. Dans le cytoplasme périphérique de la cellule, on observe *in vivo* de fines stries disposées dans un sens radié.

Le plus souvent, chez un même insecte, les cellules péricardiques sont de dimensions variables : les plus petites avoisinent le sinus cardiaque, les plus grandes sont celles qui en sont le plus éloignées.

In vivo, l'aspect microscopique de la cellule péricardique varie suivant les conditions physiologiques de l'insecte ; elles sont parfois diversement colorées d'une espèce à l'autre. Tantôt le protoplasme est chargé de granulations incolores qui, fines à la périphérie, vont en augmentant de volume au fur et à mesure qu'elles se rapprochent du centre de la cellule, tantôt il est totalement dépourvu de toutes granulations ; dans quelques cas, on voit des granules colorés en jaune ou en rouge par des lipochrômes (carottinoïdes) ; d'autres fois, le protoplasme renferme des vacuoles brunâtres ou des inclusions plus ou moins volumineuses, de formes irrégulières, mais de la même couleur que les vacuoles. On n'y rencontre pas de grains de glycogène ; on peut rarement observer quelques fines goutte-

lettes de graisse. Enfin, exceptionnellement, le protoplasme renferme des cristaux.

Le rôle physiologique des cellules péricardiques est encore inconnu.

La plupart des auteurs ont considéré ces éléments comme des organes d'excrétion, par suite de leur propriété d'absorber certaines matières colorantes, comme le tournesol et le carminate d'ammoniaque.

L'absorption du tournesol a montré que les vacuoles des cellules péricardiques avaient une réaction acide.

Les carminates alcalins absorbés, à l'inverse du tournesol, demeurent longtemps dans le protoplasme des cellules péricardiques ; ils s'y accumulent, disent les auteurs ; aussi, les cellules péricardiques fonctionnent-elles, pour eux, comme des reins d'accumulation ; ce sont des cellules excrétrices ou *reins acides.*

Les mêmes auteurs opposent les cellules péricardiques, ou « *cellules excrétrices acides* », aux « *cellules excrétrices alcalines* » des tubes de Malpighi, dont les éléments ont une réaction alcaline au tournesol et qui, à l'inverse des cellules péricardiques, éliminent le sulfoindigotate de soude et non le carminate d'ammoniaque.

Le but que je me propose dans cette note préliminaire est de montrer que les cellules péricardiques possèdent, non seulement la propriété d'absorber certaines substances, les matières colorantes entre autres, — propriété qui, du reste, est loin d'être exclusive aux cellules excrétrices et qui appartient à un grand nombre de cellules de l'organisme de l'insecte (cellules digestives, leucocytes, phagocytes, etc.) — mais encore le pouvoir de modifier la composition chimique de ces substances. J'indiquerai également quelle est la nature des produits que les cellules péricardiques absorbent du sang de l'insecte au cours des processus vitaux et quelle en est l'origine.

I. Granulations.

Chez les insectes capturés dans les champs, on remarque que le protoplasme des cellules péricardiques est le plus souvent rempli de granulations incolores, mais qu'il peut en être totalement dépourvu. Il est même possible de rencontrer, chez la même espèce d'insecte, des individus qui, au même stade de développement, ont des cellules péricardiques avec de nombreuses granulations ou sans granulations.

Si l'on prend comme type d'étude, les cellules péricardiques des chenilles de *Vanessa Io* et *urticae,* on remarque que les granulations dispa-

raissent des cellules lorsque les insectes sont soumis à un jeûne prolongé ; qu'elles réapparaissent lorsque ces mêmes insectes reprennent de la nourriture ; chez les chenilles qui n'ont pas cessé de manger, les cellules péricardiques demeurent constamment chargées de granulations.

Ces granulations ne sont pas des produits de réserves, ni des grains de sécrétion ; elles sont formées par des matières albuminoïdes absorbées du sang de l'insecte et qui proviennent de la digestion.

La nature chimique de ces granulations est nettement établie par la coloration brun-rougeâtre qu'elles prennent au contact du réactif de Milon et par la teinte violette qu'elles acquièrent lorsqu'on dépose sur les cellules péricardiques de la liqueur de Fehling portée à l'ébullition.

Chez les chenilles restées à jeun durant quelques jours et dont les cellules péricardiques ne présentent pas de granulations, on peut les faire apparaître artificiellement, soit en leur faisant ingérer du sérum de bœuf (séro-albumine et séro-globuline), soit en injectant directement dans le sang de l'insecte du sérum de bœuf ou de l'ovalbumine en solution chlorurée (7 gr. 50 p. 1000) à 50 0/0.

Lorsque l'on suit le mode de disparition des granules albuminoïdes, on voit qu'au moment de l'absorption de la substance protéique, le granule formé est dense, petit ; il occupe alors la périphérie de la cellule ; puis, en se rapprochant peu à peu du noyau, son volume augmente de plus en plus ; son aspect dense du début disparaît : le granule se transforme en vacuole ; à partir de ce moment, les modifications apportées au granule par la sécrétion de la cellule péricardique ne permettent plus d'obtenir les réactions de Milon et de la liqueur de Fehling bouillante ; la matière albuminoïde primitive a été transformée en substances non figurées et assimilables (polypeptides, peptones, etc.).

Durant la période des métamorphoses, les cellules péricardiques persistent sans altération ; elles fonctionnent très activement, car elles se chargent d'un grand nombre de granules albuminoïdes. Cette accumulation de matières protéiques s'effectue même si l'insecte est resté à jeun avant la période nymphale : chez les chenilles de Vanessa privées de nourriture et dont les cellules péricardiques sont dépourvues de granules albuminoïdes, on voit, en effet, ces cellules se charger de nombreux globules albuminoïdes, au moment où la chenille se suspend pour se transformer en chrysalide

Ces derniers granules n'ont pas une origine alimentaire ; ils proviennent des substances albuminoïdes propres à l'insecte et qui sont mises

en liberté dans le sang à la suite d'autolyse des cellules larvaires en dégénérescence ou par l'action des phagocytes sur ces cellules.

Le plus souvent, les cellules péricardiques demeurent chargées de granulations albuminoïdes durant toute la période nymphale ; les granulations ne disparaissent que lorsque l'imago est constituée. Chez les insectes dont les imago prennent de la nourriture, les cellules péricardiques se chargent dans la suite à nouveau de matières albuminoïdes. provenant des aliments absorbés.

II. Acidité.

La réaction acide que présentent les cellules péricardiques vis-à-vis du tournesol absorbé n'est pas due à un acide libre comme l'acide chlorydrique (absence de coloration bleue après absorption du rouge-Congo), ni à un acide-alcool (réactions de Berg : $Fe^2 Cl^6 + H Cl$, et d'Uffelmann $Fe^2 Cl^6$, négatives).

L'acidité semble due à la présence de sels acides, de phosphates acides en particulier.

III. Réductases.

Les cellules péricardiques renferment des réductases qui fonctionnent en milieu acide.

On met en évidence ces réductases en injectant dans le sang de l'insecte de l'hémoglobine dissoute dans l'eau physiologique, ou une solution très étendue de rouge neutre (4 gouttes d'une solution aqueuse de rouge neutre à 1 0/0 par centimètre cube de liquide physiologique).

L'hémoglobine absorbée par les cellules péricardiques est rapidement transformée en hémoglobine réduite que révèle la couleur brune prise par les cellules péricardiques ; ces cellules sont mêmes capables de décomposer l'hémoglobine en sels de fer décelables par l'action du ferrocyanure de potassium et l'acide chlorhydrique (formation du bleu de Prusse).

Le rouge neutre est transformé en jaune canari fluorescent à l'intérieur même des cellules péricardiques au bout de trois à quatre jours [1].

Chez les insectes (chenilles, carabes, etc.), dont le sang devient brun-noirâtre au contact de l'air, par suite de processus d'oxydation, on observe souvent dans les cellules péricardiques des inclusions de couleur identique brun-noirâtre ; lorsque celles-ci n'existent pas, il suffit, pour les faire

1. Si la solution injectée de rouge neutre est trop concentrée, le rouge neutre absorbé par la cellule péricardique reste rouge ; il est probable que la quantité de rouge neutre absorbé masque la coloration jaune de la petite quantité de rouge neutre réduit. De plus, la couleur jaune que prend le rouge neutre dans cette expérience ne peut être ici attribuée à l'action d'un produit alcalin de la cellule péricardique, celle-ci ayant une réaction acide.

apparaître, d'injecter dans le sang de l'insecte une petite quantité de son propre sang prélevé antérieurement et laissé au contact de l'air jusqu'à ce qu'il ait acquis une teinte sépia.

Douze heures après l'injection du sang oxydé à l'air, les cellules péricardiques se sont chargées d'inclusions albuminoïdes noirâtres ; dans la suite, ces inclusions, — si elles n'ont pas un volume trop considérable — disparaissent assez rapidement, les cellules péricardiques étant capables de réduire les produits oxydés que renfermait le plasma sanguin injecté.

L'oxydation du plasma sanguin se produit normalement chez l'insecte, sous l'influence des oxydases des leucocytes-phagocytes ; en effet, on voit se former, tout autour des corpuscules étrangers phagocytés (spores de coccidies chez les carabes, grains d'amidon, de carmin, de carbonate de chaux, etc.) se trouvant naturellement ou introduits artificiellement dans le sang, une vacuole renfermant du plasma sanguin, d'abord incolore, mais qui, peu à peu, devient brun sépia ; à partir de ce moment, les cellules péricardiques se chargent d'inclusions brun-noirâtres. Les cellules péricardiques, par leurs réductases, réduisent donc les produits oxydés dus à l'action des oxydases des leucocytes-phagocytes.

IV. Cristaux

Parfois, mais rarement, on peut observer des cristaux à l'intérieur des cellules péricardiques ; ces cristaux ne se forment, toutefois, que dans des circonstances très particulières de la vie de l'insecte : un appauvrissement des tissus en eau, ou une notable augmentation de la teneur en produits alcalins dans le sang paraissent nécessaires.

C'est ce qui s'observe chez les chrysalides de divers Zygænides (*Z. trifolii* notamment) dont les cellules péricardiques renferment des cristaux d'oxalate de chaux.

Chez ces insectes, l'oxalate de chaux est très abondant dans le sang durant la métamorphose[1]; il est absorbé sous une forme soluble par les cellules péricardiques ; là, il cristallise par suite d'un grand apport de substances alcalines (ammoniaque) qui neutralise momentanément l'acidité du suc cellulaire. A l'éclosion de l'imago, les cellules péricardiques reprenant leurs fonctions normales [1], les cristaux d'oxalate de chaux qui sont en forme de sabliers, rarement d'octaèdres, se dissolvent et disparaissent de la cellule.

1. Chez les chrysalides de *Z. trifolii* Esper., les cellules péricardiques qui renferment des cristaux ne contiennent pas de granulations albuminoïdes.

On peut reproduire expérimentalement ces cristaux d'oxalate de chaux chez des chenilles de l'écaille marbrée (*Chelonia caja L.*) en injectant dans leur sang des cristaux de protoxalate de fer en suspension dans l'eau. Ces cristaux phagocytés se dissolvent ; l'oxalate de fer, devenu soluble [1], se répand dans le sang et est absorbé par les cellules péricardiques ; si, douze heures après l'injection, on prélève les cellules péricardiques et si on les plonge successivement dans du chlorure de calcium en solution aqueuse à 10/0 et dans de l'ammoniaque, on détermine l'apparition dans le protoplasme des cellules péricardiques de cristaux d'oxalate de chaux.

Il est également possible de reconnaître l'absorption de l'oxalate de fer par l'action du ferrocyanure de potassium et de l'acide chlorhydrique qui détermine dans les cellules péricardiques un précipité de bleu de Prusse.

V. Absorption de matières colorantes.

Les cellules péricardiques absorbent certaines matières colorantes naturelles (colorant du bois de campèche, anthocyanes diverses, principe colorant du safran, tournesol, hémoglobine, carminates alcalins, acidocarmins, etc. ou artificielles (rouge Congo, rouge neutre, safranine, bleu de Nil, etc.).

Chez les vanesses, pendant la métamorphose, les cellules intestinales se chargent d'un pigment rouge [2] ; dans la suite, celui-ci passe dans le le sang où il est absorbé par les leucocytes-phagocytes et les cellules péricardiques ; il est en dernier lieu éliminé par les tubes de Malpighi.

En faisant ingérer à des chenilles de *Vanessa urticae*, soit du rouge Congo, du rouge neutre ou sa base insoluble dans l'eau ordinaire, soit du chloro-carmin, on voit s'effectuer le passage du colorant au travers des cellules digestives, puis l'arrivée du colorant dans le sang (le plus souvent sous la forme de leuco-base) et son absorption par les leucocytes-phagocytes et les cellules péricardiques ; finalement, l'élimination du colorant hors de l'organisme s'effectue par les tubes de Malpighi. On reproduit donc ainsi, expérimentalement, au moyen de colorants artificiels le trajet suivi par un colorant naturel, propre aux Vanesses, à savoir la traversée des cellules digestives, l'absorption par les cellules péricardiques et, en dernier lieu, l'élimination de l'organisme de l'insecte par les cellules rénales (tubes de Malpighi).

1. Cette solubilité est due probablement à l'action de sels acides.
2. Ce pigment a été étudié par Maria von Linden.

Comme on le voit, les colorants d'aniline, de même que les produits naturels absorbés par les cellules digestives ne font que traverser les cellules péricardiques sans s'y accumuler.

Les auteurs ayant plus particulièrement étudié le pouvoir absorbant des cellules péricardiques au moyen du carminate d'ammoniaque, il me faut faire ici mention spéciale de l'absorption des carminates alcalins par les cellules péricardiques.

Les carminates alcalins, à l'inverse des acido-carmins [1] ne traversent pas la cellule digestive, ni la cellule malpighienne ; néanmoins, ils peuvent être absorbés par les cellules péricardiques et les leucocytes-phagocytes.

Ainsi, lorsque l'on injecte dans le sang d'un insecte du carminate d'ammoniaque, on constate que seuls les leucocytes-phagocytes et les cellules péricardiques se colorent en rouge. Les cellules péricardiques qui ont absorbé le carminate d'ammoniaque, demeurent colorées très longtemps : *elles eliminent du sang, puis accumulent, en elles, le carminate d'ammoniaque, disent les auteurs ; ce sont des cellules excrétrices acides, des reins d'accumulation.*

Ceci est inexact. En effet, l'étude microchimique du colorant inclus dans les cellules péricardiques après injection physiologique de carminate, montre que les cellules péricardiques ont modifié le carminate absorbé ; le carminate alcalin a été transformé en carmin pur, c'est-à-dire en colorant insoluble dans l'eau, peu soluble dans l'alcool faible, mais soluble dans les bases même étendues et les acides concentrés. C'est donc du carmin insoluble et non du carminate que les cellules péricardiques conservent à l'intérieur de leur protoplasme, et le carmin y demeure [2] uniquement parce que ces cellules ne peuvent le dissoudre.

On ne peut donc, à la suite d'injection physiologique de carminate d'ammoniaque à un insecte, attribuer une fonction rénale aux cellules péricardiques par suite de la persistance du colorant rouge dans leur protoplasme. Quant à la propriété d'absorber un colorant que possèdent les cellules péricardiques, cette propriété appartient à un trop grand nombre de cellules — sinon à toutes — de l'organisme de l'insecte (cellules diges-

1. J'ai montré que la non-absorption des alcalino-carmins par les cellules digestives et malpighiennes avaient pour cause, non pas la constitution chimique propre au carmin, mais la combinaison chimique sous laquelle le carmin se trouvait ; les acido-carmins tels que le chloro-carmin étant capables de traverser les cellules digestives péricardiques et malpighiennes, tandis que les alcalino-carmins n'étaient absorbés que par les cellules péricardiques. cf. *A.* CH. HOLLANDE. Coloration vitale par le « carmin soluble » chez les insectes. in. *C. R. A. Sc.* t. 161, p. 579, 1915.

2. Le chloro-carmin n'étant pas modifié par les cellules péricardiques, à l'inverse du carminate d'ammoniaque, ne fait que traverser les cellules péricardiques.

tives en particulier) pour que l'on puisse être en droit de pouvoir justement affirmer qu'une cellule est excrétrice — au sens rénal — uniquement parce qu'elle est capable d'absorber un colorant.

***

En résumé, les cellules péricardiques jouent un rôle important dans les processus vitaux des insectes ; elles absorbent les matières albuminoïdes d'origine alimentaire et finissent de les transformer en substances assimilables.

Durant la période des métamorphoses, les cellules péricardiques persistent sans modifications et, sauf rares exceptions, continuent à fonctionner normalement ; elles se chargent alors des substances albuminoïdes propres à l'insecte, qui sont mises en liberté dans son sang, soit à la suite de phagocytose, soit par autolyse des cellules larvaires.

La réaction acide au tournesol des cellules péricardiques paraît due à la présence dans le suc protoplasmique de sels acides (phosphates) et non d'acides ou d'acides-alcools.

Les cellules péricardiques ne sont pas des cellules excrétrices (reins acides des auteurs), car elles n'éliminent pas de l'organisme les produits de déchets de la vie cellulaire pour les accumuler dans leur protoplasme.

Les cellules péricardiques possèdent un pouvoir absorbant très accusé ; on met facilement en évidence cette propriété par l'injection dans le sang de l'insecte de sels de fer, de matières colorantes naturelles ou artificielles, etc., qui se retrouvent dans le protoplasme des cellules quelques heures après l'injection.

Les cellules péricardiques sont des éléments glandulaires qui transforment et modifient les substances qu'elles absorbent (décomposition du carminate d'ammoniaque en carmin insoluble). Ces transformations se font en partie par l'action de réductases fonctionnant en milieu acide, comme le démontrent les modifications chimiques apportées à l'hémoglobine et au rouge neutre absorbés.

Durant la vie de l'insecte, les cellules péricardiques absorbent les produits oxydés résultant de l'action des phagocytes et les rejettent dans le sang sous une forme réduite.

Enfin, les cellules péricardiques neutralisent au fur et à mesure de leur formation les produits alcalins (ammoniacaux en particulier) qui prennent naissance au cours des échanges vitaux et en détruisent ainsi l'effet nocif.

Nancy Juillet 1914.

IX

DESCRIPTION D'UN HYMÉNOPTÈRE NOUVEAU (*ANTERIS NEPAE*) PARASITE DES ŒUFS DE LA NÈPE

PAR

CH. FERRIÈRE Dr. Sc.

Reçue le 1 Février 1916

En mai 1915, M. le Dr BROCHER trouva dans une mare des environs de Genève une douzaine d'œufs de Nèpe, déposés parmi la mousse submergée du rivage, non loin de la surface de l'eau. Quatre œufs donnèrent naissance à des Nèpes. Les autres changèrent de couleur ; ils devinrent gris-noir. Une dizaine de jours après, les 17 et 18 juin, deux petits Hyménoptères étaient trouvés volant sous le couvercle du bocal dans lequel les œufs étaient déposés. Pensant que ces Hyménoptères étaient sortis des œufs de Nèpe, M. BROCHER ouvrit un de ceux qui restaient ; il y trouva, en effet, une petite guêpe, encore recroquevillée en momie. Les autres œufs, examinés par transparence, contenaient chacun également un parasite.

Aucun de ces Hyménoptères n'a été observé dans l'eau ; on ne sait donc pas s'ils s'y enfoncent en s'accrochant aux herbes, ou s'ils peuvent nager avec l'aide de leurs pattes, comme le *Typhodytes* de M. MARCHAL.

On ne connaît qu'un petit nombre d'Hyménoptères parasites des œufs des Hémiptères aquatiques. Le *Caraphractus cinctus* Walker (*Polynema natans* Lubbock), le plus anciennement connu, est généralement parasite des œufs de *Caloptéryx* ; mais il a été signalé, aussi, dans des œufs de Notonectes. Le *Prestwichia aquatica* Lubbock, qui se trouve dans les œufs de la plupart des Hémiptères aquatiques, se rencontre aussi dans ceux de Dytiques et de Libellulides. Le *Typhodytes*

gerriphagus Marchal [1] et le *T. setosus* Stéfani-Pérez ont été découverts en 1900 et 1902, le premier en France, le second en Sicile ; tous deux se développent dans des pontes de Gerris. Enfin, le *Litus Cynipseus* Halid. a été trouvé par BROCHER, près de Genève, dans des œufs de *Limnobates stagnorum*, et étudié par SCHULZ en 1910.

L'Hyménoptère en question est donc intéressant en ce qu'il com-



FIG. I. *Anteris nepae*, femelle. X 26.

plète en partie cette liste des parasites des Punaises d'eau, et par le fait qu'il est, avec *Prestwichia*, le seul parasite connu des œufs de la Nèpe.

Cet Hyménoptère, de même que le *Typhodytes*, est un Proctotrypide, sous-famille des Scelionides. Il s'éloigne cependant nettement de ce genre par la forme des ailes, la présence de sillons parapsidaux complets et, surtout, par la forme de l'abdomen.

1. Ce genre, décrit par M. MARCHAL sous le nom de *Limnodytes*, a été rebaptisé sous celui de *Typhodytes* par BRADLEY en 1902 (Canad. Ent. p. 179), le premier nom ayant déjà été employé pour désigner un genre de Salamandres.

Tandis que le genre *Typhodytes* a été placé par Kieffer dans la tribu des *Telenominae*, notre espèce, avec son abdomen aminci en carène sur son pourtour, rentre dans la tribu des *Scelioninae*. Elle se rapproche surtout du genre *Anteris* Förster (non Ashmead) ; mais, comparée à la description qu'en donne KIEFFER (dans *Genera Insectorum*, Wytsmann, n° 80B, 1910, p. 80), elle en diffère pourtant par plusieurs caractères.

Les articles des antennes, le mesonotum et les segments de l'abdomen sont, chez cette espèce, allongés au lieu d'être transversaux ; ceci lui donne un aspect plus élancé qu'aux espèces connues du genre *Anteris*. Le premier segment abdominal, surtout, forme une sorte de pétiole. En outre, la tarière très proéminente et la présence d'une nervure postmarginale bien développée, quoique plus courte que la stigmatique, caractérisent nettement cette espèce.

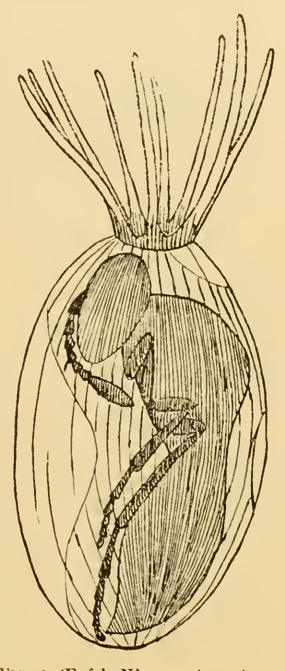


FIG. II. Œuf de Nèpe, contenant un parasite prêt à éclore. × 26

Ces différences auraient pu nous engager à créer un genre nouveau ; nous n'avons cependant pas cru devoir le faire. Le genre *Anteris* a été établi, en 1856, par FÖRSTER, d'après deux espèces non décrites ; cet auteur n'en donne qu'une description très incomplète. En 1910, KIEFFER en fait une diagnose plus détaillée, en se basant sur les deux espèces de FÖRSTER (qu'il avait décrites deux ans auparavant) et sur deux espèces de THOMSON (1858). Les caractères génériques, basés sur ces quatre espèces — qui présentent déjà entre elles de notables variations de forme et dont la biologie est inconnue —, ne peuvent être très rigoureux. Nous avons donc pensé que les différences que nous constatons entre notre Hyménoptère et le type sont plutôt d'ordre spécifique que générique. C'est ce qui nous a engagé à placer tout de même cette espèce dans le genre *Anteris*.

Il est regrettable que les entomologistes qui s'occupent de systématique tiennent généralement si peu compte de la biologie des Insectes. Pour les Hyménoptères parasites surtout, la connaissance de l'hôte peut être très souvent d'un grand secours pour la classification. Les quel-

ques données que nous avons à ce sujet, si minimes soient-elles, devraient tout au moins trouver place dans les monographies, ce qui n'est trop souvent pas le cas.

Les descriptions du genre *Anteris*, telles qu'elles sont données par Förster et par Kieffer, devront subir les modifications suivantes :

Tête transversale, quadrangulaire, plus large que le thorax ; face avec impression peu profonde et non marginée. *Yeux glabres ou pubescents*, ocelles externes éloignés des yeux chez le type *et l'une des espèces*, situés contre les yeux chez les autres espèces. Antennes insérées contre le clypeus ; massue grosse, subcylindrique, formée de cinq articles serrés et transversaux.

Prothorax *peu* ou pas visible d'en haut ; mesonotum un peu transversal, *légèrement allongé chez une espèce*, sillons parapsidaux percurrents ; scutellum arrondi postérieurement : metanotum muni d'un faible tubercule chez le type *et l'une des espèces*, avec une spinule ou une dent chez les autres espèces. Segment médian inerme, sauf les angles postérieurs qui sont parfois proéminents sous forme de dents.

Abdomen de la femelle ellipsoïdal, plan ; premier tergite étroit, *plus ou moins allongé ou transversal.*

Ailes avec nervure sous-costale atteignant le bord antérieur un peu avant le milieu ; nervure marginale courte, un peu épaissie, plus courte que la stigmatique ; *postmarginale nulle ou pas plus longue que la stigmatique.*

Ce genre devra très probablement être divisé ; les deux espèces de Thomson, se séparant nettement des trois autres espèces (avant tout par la présence de la dent du metanotum), formeront un genre spécial. Kieffer le fait déjà remarquer dans sa « Revision des Scelionidæ ».

Anteris nepea n. sp.

♀♂ Yeux glabres, ocelles externes éloignés du bord des yeux. Tête transversale, plus large que le thorax, presque lisse, couverte de courts cils. Impression frontale large et peu profonde, à bords arrondis. Mandibules tridentées.

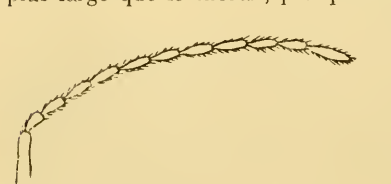


Fig. III. Antenne du mâle. X 26.

Antennes de 12 articles, situées contre le clypeus. Celles de la femelle, avec massue distincte formée de 5 articles ; scape allongé, aussi long que les articles 1 à 4 du funicule réunis ; 1er article du funicule plus gros et aussi long que le 2e ; articles 3 à 6 de plus en plus courts, jusqu'au dernier qui est aussi long que large ; massue très grosse, à articles serrés et transversaux. Celles du mâle longues, légèrement moniliformes ; scape de la longueur des 3 premiers articles du funicule ensemble ; 1er article du funicule court, les suivants allongés, environ 4 fois plus longs que larges, et sensiblement égaux de longueur.

Thorax presque lisse, densément cilié. Prothorax à peine visible d'en haut ; mesonotum allongé, avec 2 sillons parapsidaux entiers ; scutellum à bord postérieur arrondi et ponctué, séparé du mesonotum par une ligne de points enfoncés. Metanotum munie d'un faible tubercule ; segment médian à angles postérieurs proéminents, en forme de dents.

Ailes hyalines, cils marginaux courts. La nervure sous-costale atteint le bord antérieur, un peu avant le milieu de l'aile ; nervure marginale un peu épaissie, deux fois plus longue que large, beaucoup plus courte que la stigmatique ; celle-ci oblique, allongée, terminée par un petit nœud ; nervure postmarginale développée, à peine plus longue que la marginale.

Abdomen de la femelle allongé, fusiforme, plus long que la tête et le thorax ensemble, de la largeur de la tête et fortement carêné ventralement sur les côtés. Six segments distincts : le premier est étroit, un peu plus long que large, avec fortes stries longitudinales et avec une faible bosse lisse dorsalement en avant ; le deuxième segment est le plus long (environ 2 fois 1/2 le premier), plus large en arrière qu'en avant, avec striations longitudinales, s'arrêtant un peu avant le bord postérieur ; le troisième est arrondi, un peu plus court que le deuxième, finement chagriné ; le quatrième est beaucoup plus court que le troisième, mais encore deux fois plus long que le cinquième ; celui-ci est à peine plus long que le sixième, qui est très petit. Tarière proéminente, très mince, environ de la même longueur que l'abdomen.

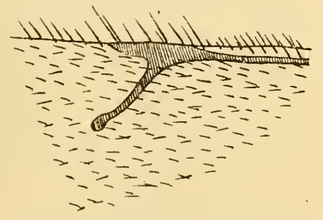


Fig. IV. Fragment de l'aile antérieure, avec les nervures marginale, postmarginale et stigmatique. X 75.

Abdomen du mâle arrondi, de la longueur du thorax ; premier segment aussi long que large ; deuxième segment le plus long.

Pattes avec fémurs et tibias antérieurs légèrement élargis en massue ; premier article des tarses postérieurs 2 fois 1/2 plus long que l'article suivant.

Corps très foncé, presque noir. Antennes et pattes brunes. Les mandibules, la base du scape, les extrémités des fémurs et des tibias et la base des tarses brun clair, les autres parties brun foncé.

Longueur : ♀ 2,30 mm. ; ♂ 2 mm.

Vandœuvres, près Genève. Parasite des œufs de *Nepa cinerea* (Dr. Brocher). 1♀ ; 2♂, dont 1 extrait d'un œuf.

BIBLIOGRAPHIE

1856. Förster (A.), Hymenopt. Studien Vol. 2. p. 101 et 104. (*Aachen.*)

1858. Thomson (C.-G.), Skandin. Proctotruper. (*Oefvers. Svensk. Akad. Förh.* Vol. 15, p. 421.)

1863. Lubbock (J.), On two a quatic Hymenoptera, one of which uses its wings in swimming. (*Trans. Ent. Soc. London*, T. XXIV.)

1893. Ashmead (W.-H.), Monograph of the North American Proctotrypidae. (*Bull. U. S. Nat. Museum* n° 45. Washington.)

1900. Marchal (P.), Sur un nouvel Hyménoptère aquatique. Le *Limnodytes gerriphagus* n. gen. n. sp. (*Ann. Soc. Ent. Fr.* Vol. 29, 2e trim.)

1902. De Stefani Pérez (T.), Osservazioni biologiche sopra un Braconide acquatico, *Giardinaïa urinator*, e descrizione di due altri Imenotteri nuovi. (*Zool. Jahresber. f. Syst.* Vol. 15, p. 632.)

1908. Brues (Ch.-T.), Hymenoptera. Fam. Scelionidae. (*Genera Insectorum, Wytsmann.* Fasc. 80.)

1908. Kieffer (J.-J.), Revision des Scelionidae. (*Ann. Soc. Scient. Bruxelles.* Vol. 32. 2e. fasc.)

1910. — Hymenoptera. Fam. Scelionidae. Addenda et Corrigenda aux Scelion. de Brues. (*Genera Insectorum, Wytsmann.* Fasc. 80B.)

1910. Brocher (F.), Observations biologiques sur quelques Diptères et Hyménoptères dits « aquatiques ». (*Ann. Biol. Lacustre*, T. IV. Bruxelles.)

1910. Schulz (W.-A.), Neuer Beitrag zur Kenntnis der Wasserimmen. (*Ann. Biol. lacustre*, T. IV. Bruxelles.)

1912-1913. Kieffer (J.-J.), Proctotrypidae. (*Species Hym. d'Europe et d'Algérie André.* T. XI. Partie 3.)

ARCHIVES
DE
ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE

FONDÉES PAR
H. DE LACAZE-DUTHIERS

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

G. PRUVOT
Professeur à la Sorbonne
Directeur du Laboratoire Arago

ET

E. G. RACOVITZA
Docteur ès sciences
Sous-Directeur du Laboratoire Arago

Tome 55. NOTES ET REVUE Numéro 5.

X

ÉTUDE SUR
PTYCHOPTERA ALBIMANA (DIPTÈRE NÉMOCÈRE)

PAR
ÉMILE TOPSENT
Directeur de la Station aquicole Grimaldi
(Annexe de la Faculté des Sciences de Dijon)

Reçue le 11 Mars 1916.

L'ADULTE. — *Ptychoptera* ou *Liriope albimana* (F.) se reconnaît, même à quelque distance, à la coloration jaune très clair du premier article du tarse de ses pattes postérieures, tranchant sur la nuance fauve plus ou moins foncée du tibia qui le précède et sur la teinte presque noire des quatre articles suivants du tarse ; la longueur de cet article, qui atteint près de 3 mm. et équivaut à plus de la moitié de la longueur totale du tarse, rend le contraste saisissant. L'espèce se distingue, en outre, de ses congénères par les taches de ses ailes, bien figurées par GRÜNBERG [1].

Il faut peut-être encore noter cinq bandes longitudinales, d'un noir

1. GRÜNBERG (K.). Diptera. (*Die Süsswasserfauna Deutschlands*, von Dr Brauer, Iéna 1910.)

violacé, faites d'un semis de petits crochets, solitaires ou par groupes de deux à quatre (fig. 6 *e*), qui courent le long des flancs, entre les tergites et, les sternites, depuis la naissance de l'abdomen jusque vers le milieu de son sixième segment. Elles sont surtout bien visibles chez les femelles (fig. 1), à cause de la distension de leur abdomen, mais on constate aisément leur existence aussi chez ceux des mâles qui n'ont pas cette partie du corps trop grêle. Je fais mention de ces bandes longitudinales parce qu'elles me paraissent correspondre à cinq crêtes longitudinales des flancs des larves (fig. 3), que je ne vois pas signalées sur les larves de *Ptychoptera contaminata,* et qui, d'après cela, pourraient bien être le caractère le plus saillant de *P. albimana* à l'état larvaire. Ces crêtes persistent sur les flancs des nymphes (fig. 8 et 9), de sorte que la Mouche présente, à ses trois états, une ornementation latérale intéressante.

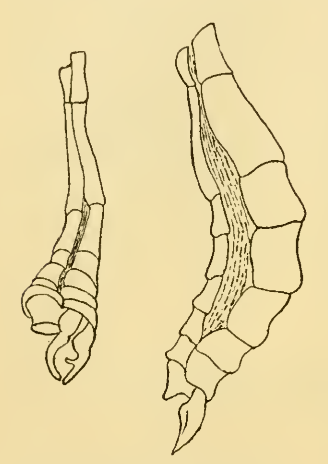


FIG. I. Abdomen d'un mâle et d'une femelle de *Ptychoptera albimana.*

D'après GRÜNBERG, le développement de *Ptychoptera albimana* n'est pas connu.

J'ai découvert une station permanente de ce Diptère à quelques kilomètres de Dijon, dans une clairière du bois de la combe de Champmoron. Un petit ruisseau, issu d'une source toute voisine, après une descente accidentée par des dépressions de terrain tapissées de feuilles en décomposition, ne fait que traverser la clairière, puis se perd en une sorte de marécage. C'est parmi les hautes herbes et les arbrisseaux de ses rives que les *Ptychoptera* adultes voltigent, se posent et s'accouplent.

Leur apparition est notée par GRÜNBERG comme ayant lieu de mai à août. Je l'ai trouvée à la fois plus précoce et plus tardive. J'assistai, en effet, aux ébats de nombreux couples à la date, pourtant avancée en automne, du 23 octobre 1913, et je revis le même spectacle le 2 avril 1914, par une journée ensoleillée succédant à tout un mois pluvieux.

Une promenade matinale à Champmoron, le 8 octobre 1915, m'en a, enfin, procuré quelques individus encore alanguis par la fraîcheur de la nuit.

Diverses circonstances m'ont empêché de visiter la combe pendant la belle saison, mais je suis convaincu que les éclosions d'adultes s'y

succèdent du printemps à l'automne. En effet, quelques grosses larves recueillies le 2 avril 1914 subirent leurs métamorphoses au laboratoire et parvinrent à l'état adulte entre le 7 et le 25 mai.

D'autre part, en fin d'octobre 1913, vivaient dans le ruisseau, avec des larves qui ne semblaient pas loin d'atteindre toute leur taille, d'autres larves plus petites, ne mesurant, par exemple, que quatre centimètres de longueur totale, auxquelles allaient se joindre les larves issues des pontes nouvelles.

D'après la durée, brève, comme nous le verrons, de l'incubation des œufs et de la nymphose, et d'après ce que j'ai suivi du développement de larves printanières, je tiens pour probable que, normalement, deux générations se succèdent au cours d'une année. Des pontes du printemps dérivent, au cœur de l'été, des couples dont les œufs fournissent des larves, déjà grosses à la fin d'octobre, mais incapables d'achever leurs métamorphoses avant le printemps suivant. Peut-être arrive-t-il que des adultes de l'arrière-saison aient pour parents des Mouches de l'année même, d'éclosion précoce. En tout cas, des causes perturbatrices doivent ralentir ou accélérer le développement de beaucoup d'individus et le cycle évolutif de *Ptychoptera albimana* manque de régularité.

C'est vers deux heures de l'après-midi, quand le soleil venait réchauffer la clairière que, par deux fois, j'ai vu s'animer le vol des *Ptychoptera*. Généralement bas, il s'élevait rarement jusqu'à trois mètres au-dessus du sol et ne s'étendait pas loin du ruisseau. Les mâles, légers, plus nombreux, se montraient ardents auprès des femelles, alourdies et souvent posées. Je n'ai pas eu le loisir de mesurer la durée des accouplements qui se faisaient sur les *Carex* et les *Helosciadium*. Des individus que je rapportai pour les élever en cage au laboratoire, plusieurs s'accouplèrent. Ils ne restaient unis que pendant quelques minutes ; cependant, je constatai qu'ils pouvaient récidiver, et cela sans que les femelles pondissent dans l'intervalle. Les conjoints se tiennent en opposition dans le prolongement direct l'un de l'autre, mais le mâle, pendant toute la durée du phénomène, ne repose que sur quatre pattes, caressant avec les tarses et les éperons de ses tibias postérieurs le dessus de l'abdomen de la femelle et ne s'interrompant, d'instant en instant, que pour battre convulsivement des ailes ; la femelle, en apparence passive, finit par le repousser avec ses pattes postérieures.

L'Œuf. — Vers quatre heures, l'activité des *Ptychoptera* se ralentit, puis les vols cessèrent. J'observai alors deux ou trois femelles qui, posées

sous des branchages émergeant de l'eau, exécutaient avec leur abdomen des mouvements rythmés, comme si elles déposaient à chaque fois un œuf à la face inférieure de leurs supports. Mon espoir d'y trouver, au bout d'un certain temps, une ponte fut déçu.

De même, les femelles accouplées en captivité moururent avant d'avoir pondu. Je comptai 520 œufs dans l'une d'elles et 587 dans une autre. L'abondance de leurs larves dans le ruisseau s'explique même si, comme tant d'autres, ces Insectes ne pondent pas tous les œufs produits.

L'une des femelles capturées le 2 avril, à 2 heures, effectua aussitôt une ponte partielle sur les parois du bocal où je l'enfermai et sur des brins d'herbe que j'y avais introduits. Cette circonstance heureuse me fit connaître les œufs de *Ptychoptera albimana.*

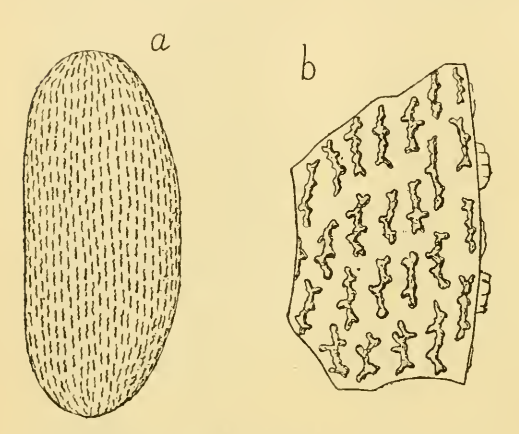


FIG. II. *a*, œuf de *Ptychoptera albimana* ; *b*, détail de la coque.

De couleur jaune pâle, un peu arqués, ils mesurent 0 mm. 825 de longueur et 0 mm. 264 de largeur au centre. Ils portent en relief une curieuse ornementation (fig. 2). La face externe de leur coque est semée d'élevures étirées dans la direction des pôles, sinueuses et plus hautes que larges. Je les crois faites d'un dépôt d'une substance visqueuse destinée à coller les œufs à mesure qu'ils sont pondus ; en se desséchant, elle prend un aspect granuleux. De fait, les œufs que j'ai obtenus, disséminés dans le bocal, étaient attachés au hasard, par un côté ou par un pôle, dans toutes les attitudes.

Leur évolution fut rapide. Le 6 avril, je distinguai à l'intérieur les larves en préparation, avec deux taches oculaires alors roses et relativement grandes ; et, le 9 avril au matin, moins d'une semaine après la ponte, leur sortie eut lieu. Elle se fit simplement, pour chaque œuf, par une déchirure longitudinale au voisinage de l'un des pôles. Les larves fraîches écloses mesuraient 3 mm. 85 de longueur, dont 0 mm. 99, soit un peu plus du quart, pour le siphon respiratoire. Elles descendirent toutes en rampant jusqu'à une petite nappe d'eau que j'avais versée au fond du bocal pour y maintenir l'air humide.

La larve. — C'est par les larves que me fut révélée l'existence de Ptychoptères dans la combe de Champmoron. Elles se tiennent, dans son court ruisseau, cantonnées le long des bords, comme l'exige leur mode de respiration. Enfouies dans son lit, à l'exception du siphon filiforme et transparent qui s'allonge de leur partie postérieure jusqu'à la surface de l'eau, elles passeraient inaperçues sans leurs déjections, courtes boulettes tronquées aux deux bouts, dont l'accumulation sur un fond uniforme de vase fine avertit de leur présence. Dès qu'on vient à fouiller la vase, elles se rétractent brusquement et, s'enroulant en spirale, se laissent entraîner sans mouvement par le courant ; leurs contorsions pour s'arrêter un peu plus loin en guident la capture.

A grands traits, elles ressemblent assez aux larves de *Ptychoptera contaminata* (L.) pour que j'aie cru d'abord avoir affaire à cette espèce, réputée commune. Grises et opaques au moment où on les recueille, à cause des particules de vase que retiennent les innombrables poils de leur tégument, elles se nettoient bientôt dans des récipients d'eau propre et deviennent blanches et transparentes.

Les plus grosses, mesurées sur des mues à la nymphose, atteignent près de 70 mm. de longueur, dont au moins 20 mm. pour le siphon respiratoire en extension.

Leur capsule céphalique, petite, arrondie et bombée en arrière, rétrécie et tronquée en avant, est opaque, brune, plus ou moins foncée, avec une bordure postérieure noirâtre qui passe sous la gorge, remonte de chaque côté en avant de l'œil jusqu'à la base de l'antenne, perpendiculairement à une bordure frontale brun noirâtre aussi ; la tache oculaire est petite, d'un noir parfait.

Grobben [1] et Grünberg déclarent l'un et l'autre le corps de la larve de *Ptychoptera contaminata* composé de douze segments ; mais ils ne les comptent pas de la même manière. Ainsi, le premier segment qui porte une paire de crochets ventraux en son bord postérieur est le cinquième pour Grobben, le quatrième pour Grünberg. Le compte des segments ne reste le même, au total, de part et d'autre, que parce que le désaccord règne dans les deux descriptions sur la constitution de la partie postérieure du corps, à partir du point où il se rétrécit ; là où Grobben a reconnu trois segments, Grünberg en compte quatre (segments 9-12),

1. Grobben (C.). Ueber bläschenförmige Sinnesorgane und eine eigenthümliche Herzbildung der Larve von *Ptychoptera contaminata* L. (*Sitz. K. Akad. Wiss.* Bd. LXIX Wien. 1875.)

avec, en plus encore, une partie précédant, en extension, le siphon respiratoire et qu'il ne numérote pas[1].

Le corps de la larve de *Ptychoptera albimana* présente trois régions. L'antérieure (fig. 3), qui correspond aux quatre premiers segments décrits par Grobben, comprend, en effet, d'avant en arrière, d'abord deux segments courts et étroits, puis deux segments plus longs, très dilatables, blancs, froncés, souvent plus épais, chez la larve âgée, que tous autres segments du corps. Par suite des contractions énergiques dont la région est capable, il n'est pas toujours facile de distinguer ces divers segments, surtout les deux premiers ; on y parvient, d'habitude, quand même, si l'on remarque que, chez ces larves, les segments portent vers leur bord postérieur chacun une ceinture de poils bien plus hauts que le revêtement général. De profil, les ceintures apparaissent comme des houppes dressées sur le dos et sur le ventre.

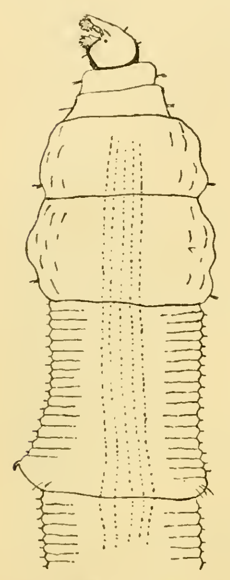


Fig. III. Région antérieure et début de la région moyenne d'une larve de *Ptychoptera albimana*.

Il existe, d'ailleurs, un autre moyen de décider qui, de Grobben ou de Grünberg a correctement établi le nombre des segments antérieurs : la dissection de larves sur le point de se métamorphoser. A l'approche de la nymphose, elles donnent des signes d'agitation, sortent de la vase, se mettent à errer et vident leur intestin. On reconnaît qu'elles sont arrivées au terme de leur développement à ce que leurs deux premiers segments, distendus, laissent voir par transparence du tégument le plus grand des siphons respiratoires chitineux de la nymphe enroulé autour du premier segment et pelotonné sur les côtés du second, où il dessine comme une paire de lunettes brunâtres. La dissection montre aisément que les deux segments boursouflés de la région antérieure, les troisième et quatrième au compte de Grobben, représentent le mésothorax et le métathorax de la future Mouche, la nymphe en préparation y portant ventralement des pattes et dorsalement les ailes ou les balanciers. Dans le segment situé en avant d'eux, le second de Grobben, par conséquent, on trouve la première paire de pattes et, dorsalement, les deux siphons respiratoires de la nymphe, qui se révèlent ainsi comme des expansions dorsales du

1. L. c. fig. 84.

prothorax, homologues des ailes. Mais, en avant du prothorax, la nymphe présente encore un segment, bien visible quand on l'a débarrassé, en les coupant au voisinage de leurs points d'attache, des siphons qui l'enlacent (fig. 4). Il correspond sans doute à cette portion du bout antérieur de la nymphe (fig. 8) qui se recourbe en avant des siphons pour reporter sur la face ventrale les yeux et les antennes ; il appartient ainsi à la tête et en devient, chez l'adulte, la partie membraneuse, rétrécie, qui lui constitue un cou. Il occupe, dans la larve, le premier segment de Grobben, et la ceinture de cils de ce segment suit l'anneau dessiné sous le tégument par le grand siphon respiratoire. Pour occuper le moins de place possible, ce long organe, implanté à droite sur le dos du prothorax, après s'être légèrement infléchi vers la gauche (fig. 4 *b*), se dirige décidément à droite, s'enroule deux fois sur lui-même contre le flanc du prothorax, passe ensuite transversalement sous la face ventrale du premier segment, en avant des pattes reployées de la première paire et va former sur le côté gauche du prothorax un nouveau peloton spiralé, à quatre tours de spire, dont il se dégage plus foncé ; il repasse alors à droite, dorsalement, en marquant, vers le milieu de sa course, une inflexion vers le bord postérieur de la capsule céphalique de la larve ; revenu au niveau de son premier pelotonnement, il s'y enroule encore plusieurs fois sur lui-même, s'y dilate et, finalement, s'engage de nouveau sous la face ventrale, immédiatement en avant de sa première boucle et s'y termine par une sorte de pavillon cylindrique, précédé d'un étranglement. Le trajet du petit siphon est, naturellement, beaucoup plus simple : attaché à gauche sur le dos du prothorax, il passe, du même côté, sous la face ventrale et, s'effilant, y prend fin.

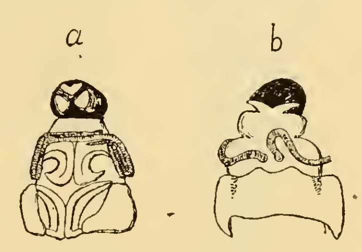
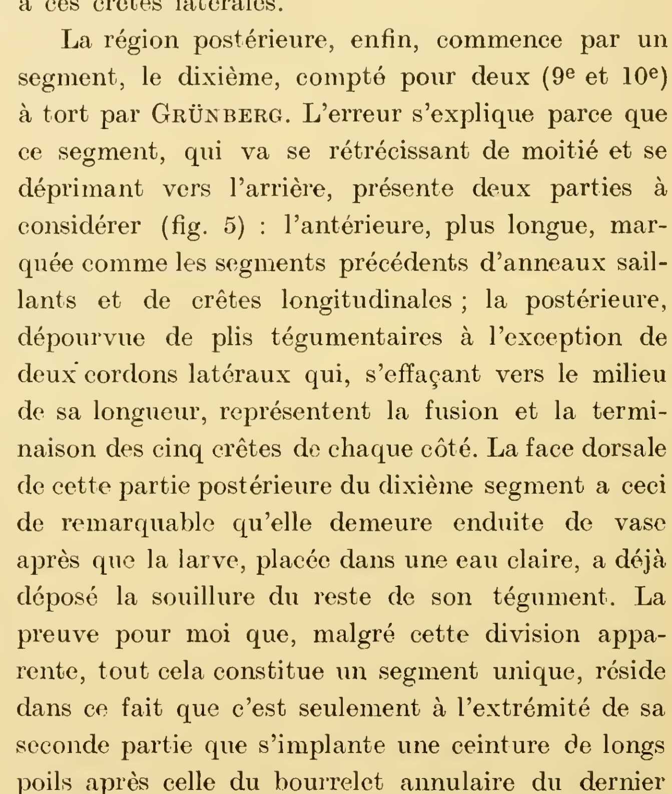
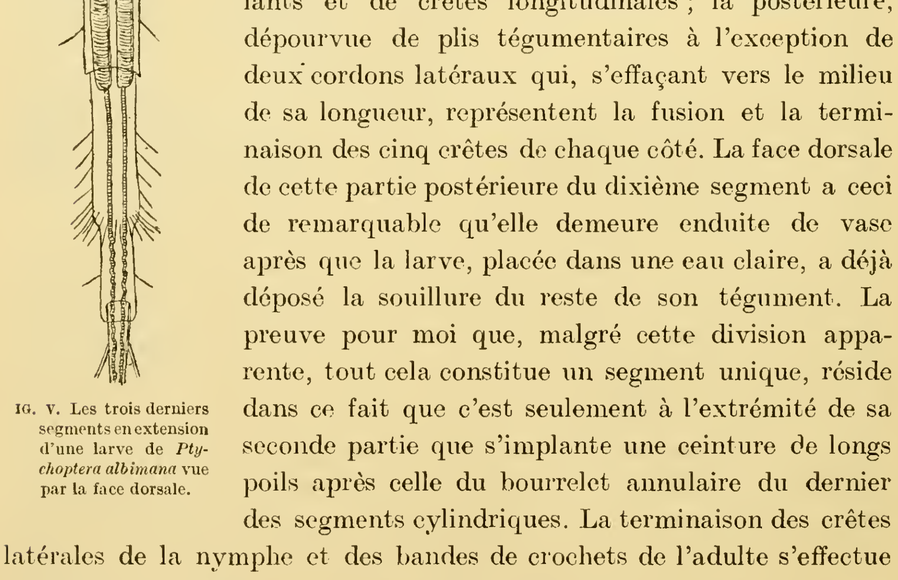


Fig. iv. *a*, vue ventrale, et *b*, vue dorsale de la partie antérieure d'une nymphe en préparation dans une larve de *Ptychoptera albimana* dont la dissection a enlevé le tégument, mais conservé la capsule céphalique.

La région médiane de la larve se compose de cinq segments allongés, cylindriques, avec un bourrelet annulaire postérieur (fig. 3). Les trois premiers, ceux que Grobben a numérotés 5, 6 et 7, possèdent, pour la locomotion, sur la face ventrale de leur bourrelet, deux solides crochets chitineux, fortement recourbés, emmanchés chacun au sommet d'un mamelon (fig. 6 *a*, 6 *a'*). La longueur des segments augmente régulièrement d'avant en arrière. Tous portent, d'un bout à l'autre, une série d'anneaux

tégumentaires en faible relief, pouvant dépasser une vingtaine et alternant avec des plis sous-tendus par des muscles circulaires. Sur leurs côtés courent, en outre, cinq petites crêtes longitudinales qui débutent sur les segments boursouflés de la région antérieure et, sans s'interrompre au niveau des bourrelets postérieurs des segments consécutifs, ne se terminent que dans la deuxième partie du dixième segment. J'ai déjà, à propos des adultes, fait remarquer l'intérêt qui paraît s'attacher à ces crêtes latérales.

IG. V. Les trois derniers segments en extension d'une larve de *Ptychoptera albimana* vue par la face dorsale.

La région postérieure, enfin, commence par un segment, le dixième, compté pour deux (9e et 10e) à tort par Grünberg. L'erreur s'explique parce que ce segment, qui va se rétrécissant de moitié et se déprimant vers l'arrière, présente deux parties à considérer (fig. 5) : l'antérieure, plus longue, marquée comme les segments précédents d'anneaux saillants et de crêtes longitudinales ; la postérieure, dépourvue de plis tégumentaires à l'exception de deux cordons latéraux qui, s'effaçant vers le milieu de sa longueur, représentent la fusion et la terminaison des cinq crêtes de chaque côté. La face dorsale de cette partie postérieure du dixième segment a ceci de remarquable qu'elle demeure enduite de vase après que la larve, placée dans une eau claire, a déjà déposé la souillure du reste de son tégument. La preuve pour moi que, malgré cette division apparente, tout cela constitue un segment unique, réside dans ce fait que c'est seulement à l'extrémité de sa seconde partie que s'implante une ceinture de longs poils après celle du bourrelet annulaire du dernier des segments cylindriques. La terminaison des crêtes latérales de la nymphe et des bandes de crochets de l'adulte s'effectue également au niveau de l'antépénultième segment du corps.

Le onzième segment, compté encore pour deux par Grünberg, est cylindrique, transparent, à peu près de même longueur que le dixième. Il se compose, lui aussi, de deux parties inégales, mais dont la postérieure est ici la plus longue ; un pli circulaire, permanent, les sépare. La partie antérieure n'a presque pas de poils ; la postérieure, d'abord nue, devient poilue en arrière et finit en un léger bourrelet garni d'une ceinture de

poils. Cette ceinture est, comme celle du sixième segment, un excellent repère, d'autant plus qu'elles se retrouvent toutes deux sur les segments correspondants de la nymphe qui, eux, sont indivis.

Le douzième segment, enfin, beaucoup plus court que les autres et plus étroit encore que le précédent, est transparent, presque nu, et, par exception, sans ceinture de poils en arrière. Il porte le grand siphon respiratoire, au-dessous de lui les deux « branchies trachéennes » et, plus bas

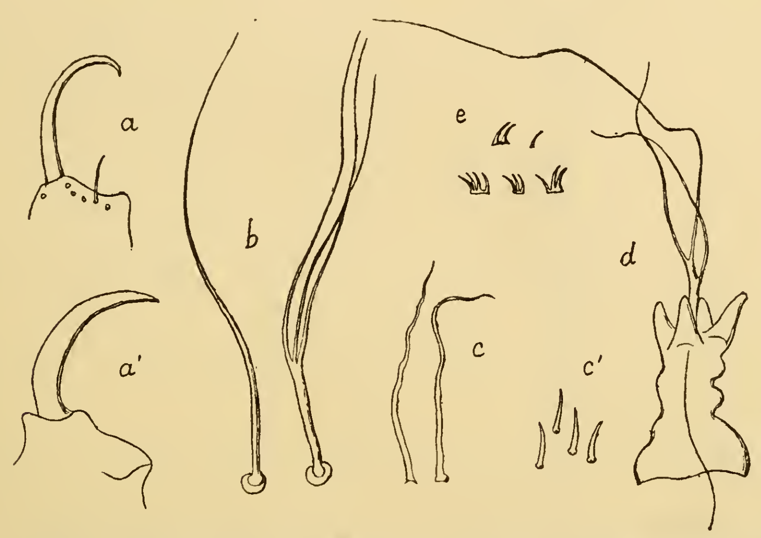


FIG. VI. *a*, griffe du cinquième segment d'une larve de onze jours ;*a'*, griffe du cinquième segment d'une larve âgée ; *b*, poils du bord postérieur des segments des larves ; *c*, poils duveteux du revêtement général des larves ; *c'*, poils du revêtement des segments antérieurs ; *d*, poil de nymphe ; *e*, crochets des flancs des adultes.

encore, l'anus. Il est destiné à subir au cours des métamorphoses de profondes modifications.

La région postérieure du corps est très contractile. A la moindre alerte, on voit brusquement le douzième segment rentrer tout entier dans le onzième et la partie antérieure du onzième se rétracter dans le dixième, de sorte que le corps ne laisse à découvert que des parties poilues, soit le dixième segment et la partie postérieure du onzième.

Les poils de la larve de *Ptychoptera albimana* sont de deux sortes. Les uns, de beaucoup les plus nombreux, sont blancs, simples, fins, ondulés, laineux (fig. 6 *c*), excepté pourtant sur les segments de la région antérieure du corps, où ils se montrent courts, un peu crochus et relativement raides (fig. 6 *c'*). Les autres, jaunes sur les larves un peu âgées, sont pédiculés et, pour la plupart, divisés en de longues lanières (fig. 6 *b*) ; ce sont

eux qui, disséminés sur les bandes saillantes circulaires et longitudinales du tégument, se disposent en ceinture vers la partie postérieure des segments. Il s'en implante aussi quelques-uns, mais de forme simple, sur la capsule chitineuse céphalique.

A l'éclosion, les larves ne sont pas, comme plus tard, pointues en avant; leur capsule céphalique, aussi large, à ce moment, que les segments les plus épais du corps, rend leur forme plus trapue. Quoique déjà velues, elles sont alors d'une transparence parfaite qui laisse voir toute leur organisation interne et notamment le cœur avec ses deux ostioles, la chaîne nerveuse et les deux paires d'otocystes découverts par GROBBEN. Ces organes sensoriels, situés vers le dernier quart du dixième segment et du onzième, m'ont paru contenir, les antérieurs, légèrement plus gros, quatre ou, plus généralement, trois otolithes, et les postérieurs, d'habitude, deux seulement. On ne peut pas les voir par transparence du tégument sur les larves de grande taille, sans doute parce que les segments qui les contiennent sont trop poilus à leur niveau.

La croissance des larves doit être rapide. De celles qui m'étaient nées le 9 avril, j'en ai élevé qui mesuraient, en extension, 25 mm. le 24 avril et 45 mm. le 15 juin.

Leur élevage est facile. Il suffit de leur donner dans un cristallisoir une couche de la vase du ruisseau où elles se tiennent naturellement ; elles en font leur nourriture, l'avalent, en digèrent les matières organiques et la rejettent en petites boulettes après l'avoir épuisée. Elles sont cependant capables de prendre une alimentation plus solide, car elles possèdent des mandibules robustes. J'en ai placé, sans vase, dans un récipient avec des Lombrics coupés en morceaux et elles ont mangé ces tronçons, s'y introduisant et n'en laissant que la peau, dont elles avaient ensuite de la peine à se débarrasser. Il faut les couvrir d'assez peu d'eau pour qu'elles puissent respirer l'air en nature. A cet effet, elles allongent de temps en temps leur siphon jusqu'à la surface et son extrémité s'y épanouit comme une rosette faite de deux valves pigmentées de noir et percées chacune d'un orifice pour les deux troncs trachéens. A l'exception de cet organe, elles se tiennent enfouies dans la vase et s'y déplacent en rampant. Pendant l'hiver, en captivité, elles perdent leur activité, cessent de manger, restent cachées et ne renouvellent sans doute leur provision d'air qu'à de longs intervalles.

Quand elles sont en marche, tenant leur siphon redressé, elles laissent pendre ce que GROBBEN a appelé leurs « branchies trachéennes ». Ces deux

appendices, qui mesurent au plus 7 mm. de longueur, sont des tubes grêles (0 mm. 23-0 mm. 27), presque cylindriques, à surface très finement plissée et terminés en doigt de gant. Une trachée simple en suit l'axe jusqu'à quelque distance de leur extrémité ; là, un cordon, qui mue avec elle, attache en se dissociant sa portion terminale amincie à la paroi du tube (fig. 7).

Le rôle respiratoire qui leur a été attribué me paraît très douteux. Leurs trachées sont de trop petit calibre pour suppléer efficacement les tubes trachéens, treize fois plus gros, du siphon quand l'animal subit une immersion prolongée ; et surtout leurs parois sont remarquablement épaisses, plus épaisses, contre toute attente, que le reste du tégument. Il est à remarquer qu'avec l'âge, leur surface se parsème de grains noirs qui ne se retrouvent pas ailleurs sur le corps et qui, s'accumulant peu à peu à la pointe de ces appendices, finissent par lui constituer une coiffe compacte, visible à l'œil nu comme une tache noire. Ne s'accomplirait-il pas là quelque phénomène d'excrétion ? Le fait établi par VAN GEHUCHTEN que, contrairement à la règle, l'intestin postérieur des larves de *Ptychoptera contaminata* concourt à l'absorption, appelle de nouvelles recherches sur la signification des appendices en question.

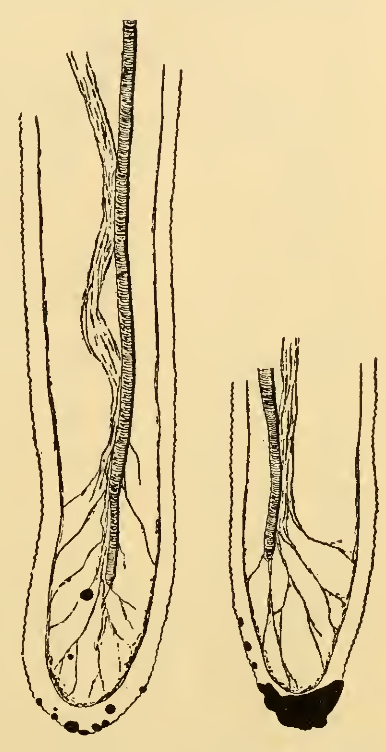


FIG. VII. Extrémités libres de « branchies trachéennes » de larves de *Ptychoptera albimana* après une mue.

Pour MIALL [1], GROBBEN n'a pas fourni de raisons suffisantes d'admettre le rôle auditif des deux paires de vésicules qu'il a décrites. Il est facile, en tout cas, de prouver leur qualité sismesthésique. Quand, au cours de la belle saison, je m'approchais sans précaution de la table où j'élevais des larves de *Ptychoptera*, je n'en trouvais jamais une seule en train de respirer ; à mon arrivée, les siphons étaient tous rétractés sous la vase et ne

1. MIALL (L. C.). The natural history of aquatic Insects (London, 1903).

s'allongeaient de nouveau jusqu'à effleurer la surface de l'eau que si je m'imposais quelque temps d'immobilité ; un craquement du parquet sous mon poids, un petit coup sec frappé sur les parois des récipients provoquaient, vif comme l'éclair, un nouveau retrait des siphons respiratoires. N'est-il pas raisonnable de considérer comme un réflexe défensif, commandé par l'ébranlement des otolithes, ce raccourcissement subit des seuls organes qui, encore que peu visibles, trahiraient au dehors la présence des larves ? La situation même des otocystes, jugée assez extraordinaire, s'explique dès lors et paraît avantageuse.

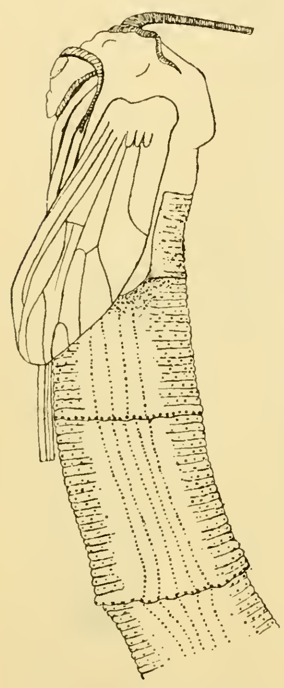


Fig. VIII. Partie antérieure d'une nymphe de *Ptychoptera albimana*.

La nymphe. — Les larves subissent plusieurs mues. La première peut se faire peu après la naissance, car j'ai trouvé des dépouilles dont la longueur, sans compter le siphon, ne mesurait guère plus de 3 mm. 5. J'ai vu aussi muer le 20 avril une larve éclose le 9 de ce même mois. Aucun repère ne m'a donné l'âge d'autres mues observées et je n'en ai pas suivi la succession.

A chaque fois, une fente longitudinale se pratique sur le dos des deux premiers segments et s'étend à la capsule céphalique. Celle-ci, qui se compose de trois plaques, une apicale et deux latérales, s'ouvre, d'un côté ou de l'autre, à l'union de la plaque apicale et d'une des latérales. L'exuvie a le siphon respiratoire en extension et porte en avant, inséré par ses bords sur le cadre chitineux qui entoure la bouche, le revêtement cuticulaire de l'œsophage, sous forme d'un tube transparent, flottant.

La sortie de la nymphe s'effectue de la même façon. La rupture de l'œsophage et la libération du segment postérieur sont les deux points critiques du phénomène et nécessitent parfois des efforts prolongés.

La nymphe, à son apparition, est blanche avec deux plages oculaires rosées annonçant les yeux composés de l'adulte. Les pattes qui, sous la peau de la larve, étaient repliées et rejetaient leurs extrémités en avant et de côté, s'allongent et se placent parallèlement entre elles contre la face ventrale, où elles atteignent le premier tiers environ du troisième segment abdominal. Le pénultième segment et l'antépénultième montrent latéra-

lement au niveau de leur ceinture de poils une paire d'orifices brunâtres (fig. 9 *a*) résultant de la rupture des gros troncs trachéens larvaires en ces points. Enfin, le dernier segment porte dorsalement un long tube que continuent encore quelquefois deux troncs trachéens (fig. 9 *b*). Ce tube est le vestige du siphon larvaire ; il se résorbe de plus en plus et finit généralement par se réduire à un tubercule blanchâtre.

A mesure que son tégument se durcit, la nymphe devient foncée. Elle n'a plus le revêtement duveteux de la larve, mais seulement les poils pédiculés rameux, et ces poils se montrent maintenant (fig. 6 *d*) implantés chacun au sommet d'un haut mamelon, au milieu d'une couronne de denticules chitineux qui, peu à peu, se teintent en brun noirâtre. Leur distribution est alors facile à voir : à partir du sixième segment de la nymphe, ils parsèment des bandes annulaires et aussi, de chaque côté, cinq crêtes longitudinales ; ils forment en outre une ceinture complète sur le bourrelet postérieur de chaque segment (fig. 8). Les crêtes longitudinales se terminent en convergeant contre la ceinture du dixième segment (fig. 9). Cette ceinture et celle du onzième segment forment comme le feston d'une bande de chitine brunâtre ; il s'en isole latéralement un petit lobe qui recouvre la cicatrice fermée des troncs trachéens larvaires. Le onzième segment est dépourvu de toute autre ornementation.

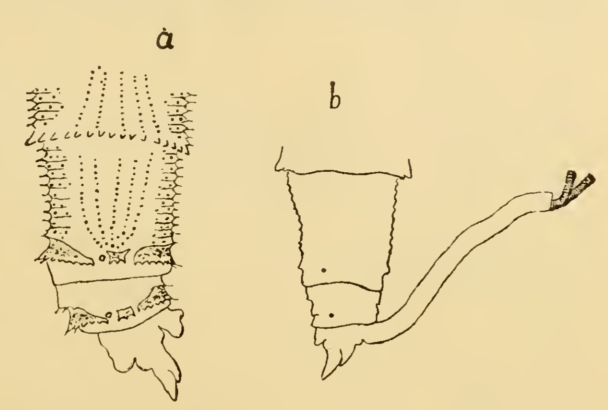


FIG. IX. *a*, partie postérieure d'une nymphe ; *b*, silhouette de la partie postérieure d'une nymphe dont le douzième segment porte un long vestige du siphon larvaire.

La correspondance des segments de la nymphe avec ceux de la larve et de l'adulte s'établit aisément. La tête est repliée ventralement, avec les antennes rabattues et les palpes relevés. Entre elle et le prothorax, une région courbée, nue, représente le premier segment larvaire et probablement le cou de l'imago. Le prothorax porte les deux siphons respiratoires, dont le droit a une fois et demie la longueur du corps, tandis que le gauche demeure très court. Le mésothorax est fortement bombé. Le métathorax cache plus ou moins ses balanciers, lamelleux, sous les ailes.

Le cinquième segment de la nymphe, comme aussi de la larve, le premier de ceux qui, chez la larve, possède deux crochets locomoteurs, est le premier des huit segments de l'abdomen de la Mouche. Le douzième, dont le siphon larvaire s'est résorbé, sera le segment génital de l'adulte, différemment constitué selon le sexe ; il est, pour le moment, pareil chez tous les individus.

La nymphe se tient en dehors de la vase, debout, avec son siphon flottant longuement à la surface de l'eau. Pendant la plus grande partie de son évolution, elle conserve une sensibilité et une activité surprenantes, se tordant dès qu'on y touche, se déplaçant d'elle-même sur le fond, et, de la sorte, sans doute, se maintenant au bord des eaux lorsqu'une crue vient à se produire.

Il ne se passe que dix à douze jours, souvent onze, au printemps, entre le début de la nymphose et l'éclosion de la Mouche.

Au moment de la métamorphose, le tégument nymphal ne se fend, sur le dos, que jusqu'au bord postérieur du mésothorax, mais il s'ouvre largement en avant. Le grand siphon est très caduc, et l'on voit quelquefois l'exuvie flotter sans lui, au gré du courant.

XI

A PROPOS D'UNE THÈSE RÉCENTE SUR LA BIOLOGIE DU THYMUS

PAR

A. P. DUSTIN

Professeur d'histologie à l'Université de Bruxelles

Reçue le 26 *mars* 1916.

Les *Archives de Zoologie expérimentale* viennent de publier une thèse présentée à la Faculté des Sciences de Paris, par J. Salkind, et ayant pour objet « *Contributions histologiques à la biologie comparée du thymus* ».

Nous saisissons cette occasion pour affirmer une fois de plus certaines conclusions que nous continuons à considérer comme fondamentales pour la biologie du thymus. Nous nous dispenserons de toute critique concernant les méthodes de travail, les techniques, les investigations bibliographiques de Salkind. Le lecteur, au courant de la question, pourra aisément se faire une opinion à ce sujet.

Nous ne pouvons que regretter, pour l'auteur de cette nouvelle thèse, qu'il n'ait pas jugé nécessaire de compléter et d'approfondir ses lectures concernant les travaux de ses devanciers. Déjà, à propos de deux notes antérieures, nous nous étions permis de lui signaler amicalement quelques lacunes dans ce domaine.

Ces lacunes persistent malheureusement dans le nouveau travail. Comblées, elles eussent permis à Salkind, de constater, tout particulièrement dans le domaine des Mammifères, des Reptiles et des Amphibiens, que des faits nombreux et des conceptions importantes, reposant sur des bases solides, avaient été démontrés ou affirmés avant lui.

Les travaux publiés par nous en 1913 et 1914, ont échappé aux recherches de SALKIND [1].

Le temps parfois long que nécessite la publication d'un travail à l'époque troublée que nous traversons, la difficulté de réunir les indications bibliographiques suffisent à expliquer ces lacunes.

D'autre part, immédiatement avant la guerre, nous avions terminé, une série de travaux concernant l'histogénèse normale et expérimentale du thymus de *Rana fusca*, l'histologie du thymus du chat, l'influence de l'alimentation sur le thymus de la grenouille adulte. Quelques-uns des résultats du premier travail avaient été présentés à la réunion des anatomistes, tenue à Lausanne en août 1913. Nous comptions exposer au Congrès de Lyon, en août 1914, les résultats obtenus chez le chat et chez la grenouille adulte. C'est à ce moment que les événements vinrent bouleverser tous nos projets...

La publication de tout travail un peu important se trouve arrêtée par la force des choses, et pour combien de temps ?... C'est une des raisons qui nous poussent à saisir l'occasion que nous offre SALKIND, pour consacrer quelques pages au thymus. Nous en profitons, en même temps, pour présenter à M. le professeur GUITEL l'expression de notre reconnaissance pour l'hospitalité qu'il nous offre, en ce moment, dans son laboratoire. C'est grâce à lui que nous pouvons consacrer à l'histologie, les rares loisirs que nous laissent des occupations commandées par les événements.

Nous envisagerons successivement, dans l'ordre adopté par SALKIND, les thymus des Mammifères, des Oiseaux, des Reptiles, des Amphibiens. Nous terminerons par quelques conclusions d'ordre morphologique et fonctionnel.

Mammifères. — Au cours de l'année 1914, nous nous sommes consacrés à l'étude histologique, histogénétique et histophysiologique du thymus des Mammifères ; les variations considérables se manifestant dans la structure du thymus d'espèces animales différentes nous ont amenés à concentrer toute notre attention sur une seule et même espèce animale. Des raisons diverses nous ont décidés à choisir le chat comme matériel

1. A. P. DUSTIN : Nouvelle contribution à l'étude du thymus des Reptiles. (*Arch. Zool. Exp. et Gén.* 1914.)
A. P. DUSTIN : Histogénèse normale et expérimentale du thymus de *Rana fusca*. (*Bibl. Anat. Congrès de Lausanne*, 1913.)
A. P. DUSTIN : Sur les cellules myoïdes et les corps de Hassall des Mammifères. (*Bull. Soc. Roy. Sc. med. et natur. Bruxelles*, 1914.)
A. P. DUSTIN : Influence de l'alimentation thyroïdienne sur le thymus. (*Bull. Soc. Roy. Sc. med. et natur. Bruxelles*, 1914.)

d'étude. Les différences profondes existant entre les thymus d'animaux cependant très semblables entre eux, en apparence, nous ont démontré la nécessité d'étudier un nombre considérable de thymus. Nos recherches — lorsque les événements nous auront donné le loisir de les achever — porteront sur plus de 250 thymus de chat de tout âge et environ autant d'embryons aux différents stades.

Cette méthode de recherche est nécessairement longue et aborieuse, mais elle est aussi fructueuse. Entre autres faits intéressants, elle nous a démontré l'existence, dans le thymus des Mammifères, de cellules myoïdes typiques, aussi belles que celles observées chez les Oiseaux ou les Reptiles. Cette observation a une importance doctrinale considérable.

A la suite de nos travaux antérieurs, certains auteurs se refusaient à en généraliser les résultats, objectant qu'il existait une différence fondamentale entre les thymus de Mammifères et les thymus de Sauropsides ou d'Ichtyopsides, différence résidant précisément dans l'absence de myoïdes chez les premiers. Nous pouvons affirmer actuellement que cette différence n'existe plus. Nos recherches nous ont montré que le thymus du chat peut renfermer des cellules myoïdes tout à fait typiques. Il ne s'agit pas de cellules plus ou moins globuleuses, pourvues d'une vague striation longitudinale ou concentrique, mais bien de cellules allongées, à structure fibrillaire parfaite, à striation transversale complète comprenant les disques biréfringents, les raies Z, etc.

Chose curieuse, nous n'avons pu trouver ces cellules que chez les chats âgés de trois mois environ ; avant ou après cet âge, et cela malgré le nombre considérable de sujets examinés, nous n'avons jamais eu l'occasion de retrouver ces myoïdes. Cette première constatation nous permet de croire que si, jusqu'à présent, aucun histologiste n'a pu observer de myoïdes chez les Mammifères, c'est que leur apparition, en quelque sorte fugitive, peut facilement passer inaperçue. Un examen attentif des thymus de chat de trois mois permet de se rendre compte de l'existence de toute une gamme de transitions entre les cellules épithéloïdes et les cellules myoïdes (pas de striation, striation longitudinale, striation longitudinale avec striation transverse partielle, enfin striation complète dans les deux sens).

Disons enfin que le chat nous démontre d'une façon formelle l'origine de ces cellules myo-épithéloïdes, et cela beaucoup plus nettement encore que les Reptiles étudiés dernièrement par nous : les cellules myoïdes du

1. Voir figures dans la note à la *Soc. Roy. Sc. méd. et nat. de Bruxelles*, 1914.

chat se rencontrent *toujours* et *uniquement* le long de travées conjonctivo-vasculaires, en voie de métaplasie.

Nous ne parlerons pas, pour le moment, des corps de Hassall, des kystes ciliés et autres formations cellulaires dont l'étude sera faite dans notre travail in-extenso.

Bornons-nous à remarquer que l'observation des cellules myoïdes chez les Mammifères montre que le thymus de ces derniers n'est pas, fondamentalement, différent du thymus des Vertébrés moins évolués et que toute considération histologique ou histophysiologique applicable aux uns est également applicable aux autres.

Oiseaux. — Les recherches de Salkind sont tout à fait insuffisantes pour se faire une idée d'ensemble sur le thymus de ces vertébrés. Le nombre des espèces et le nombre des spécimens de chaque espèce étudiés sont absolument trop minimes pour permettre de poser des conclusions.[1] Nous ne pouvons que regretter que l'auteur n'ait pas profité de ses recherches sur les Oiseaux pour compléter un peu ses investigations et ses connaissances sur les myoïdes de ces animaux. C'est, en effet, un des plus beaux matériel d'étude pour cette question, comme l'ont montré les recherches de Weissenberg et de Wassjutotchkin et, comme vient de nous le confirmer récemment, l'examen des thymus d'une soixantaine d'espèces différentes.

Reptiles. — En ce qui concerne le thymus des Reptiles, peut-être serait-il suffisant de renvoyer Salkind à la lecture des travaux faits avant le sien, sur la question, par Pensa, Hammar et nous-mêmes. Nous nous limiterons à l'énoncé de quelques erreurs flagrantes. Nous lisons :

P. 229 : « Le thymus des Reptiles est rarement divisé en lobes « et lobules. »

P. 233 : « Les corps de Hassall sont détruits avant d'avoir cons- « titué des organites volumineux. »

L'auteur eût dû ajouter, dans les deux cas : « dans les coupes provenant des thymus étudiés par moi ».

Sous la forme adoptée, ses deux affirmations sont deux erreurs, et il suffira, pour en convaincre le lecteur, de lui soumettre les planches annexées à nos travaux sur la question. Dans ces mêmes travaux, Salkind eût pu voir que la rapidité de destruction des formations hassalliennes est fonction de l'âge de l'animal.

Enfin, pages 239 et 240, « que comprend-on sous le nom de cellules

« myoïdes ? La réponse même à cette question élémentaire n'est pas « facile !... Ces formations musculaires vraies sont rares... » Ce qui amène l'auteur à distinguer les *quasi myoïdes épithéliaux, les pseudomyoïdes connectifs, les vrais myoïdes* (*sic*).

D'après les figures données par l'auteur, il nous est malheureusement impossible de savoir sur quelles images microscopiques il fonde cette savante hiérarchie ; combien nous aimerions à trouver dans ses planches un bon dessin de myoïde ! Au moins, elle nous donnerait l'assurance que Salkind est arrivé à bien voir et à bien fixer un de ces intéressants éléments ! En tous cas, cette classification, absolument artificielle, est en contradiction formelle avec les conclusions de Hammar et les nôtres, concernant l'existence de tous les stades de transition entre cellules épithéloïdes et cellules myoïdes.

Nous devons aussi regretter que Salkind n'ait pas cherché à apporter une contribution à la question si intéressante des rapports à variations cycliques existant entre le thymus et les glandules thymiques chez certains Reptiles. Cette curieuse évolution des glandules thymiques fut signalée, pour la première fois, par Aimé. Dans notre dernier travail sur le thymus des Reptiles, nous avons confirmé les observations de Aimé et pu préciser certains détails d'évolution. La question mérite encore de retenir l'attention des histologistes.

Amphibiens. — En août 1913, nous avons présenté au Congrès des Anatomistes, tenu à Lausanne, les premiers résultats de nos recherches sur l'histogénèse normale et expérimentale du thymus de *Rana fusca*. L'étude complète était terminée et prête à l'impression en juillet 1914. Les événements devant retarder de plusieurs années la publication de ce travail, nous saisissons l'occasion de la présente note pour exposer à nouveau quelques-uns des résultats essentiels.

D'après Salkind, les lymphocytes thymiques proviendraient de deux origines distinctes ; l'une de ces origines est représentée par des cellules lymphogènes pénétrant à des stades précoces dans l'ébauche épithéliale, s'y divisant et donnant naissance aux petites cellules ; l'autre de ces origines serait représentée par la trame connective jeune du thymus dont « beaucoup de cellules... peuvent... se libérer et constituent alors la population lymphoïde de l'organe », p. 263. L'auteur paraît même avoir tendance à admettre exclusivement, dans certains cas, cette origine connective des petites cellules thymiques. « En revenant au jeune têtard de

« *Bufo*, dit-il, page 264, notons que, jamais, on ne voit des cellules lympho-
« cytoïdes dans le thymus, avant d'avoir pu apercevoir la pénétration
« d'éléments connectifs. »

Pour SALKIND, les petites cellules thymiques seraient donc de vrais lymphocytes, conformément à la théorie défendue jadis par VER EECKE et plus récemment par HAMMAR et MAXIMOFF.

Depuis les recherches de MAXIMOFF, dont SALKIND n'a fait, à ce sujet, que s'approprier les conceptions, on a complètement abandonné l'idée d'une pénétration de lymphocytes parfaits dans l'ébauche épithéliale thymique, au cours de l'histogénèse. Les cellules qui pénètrent dans l'ébauche thymique sont, en réalité, des cellules d'assez grande taille, de grands *lymphoblastes* qui, ultérieurement, donnent, par divisions successives, les petites cellules thymiques. Cette constatation, d'une grande importance, est malheureusement de nature à rendre les observations histologiques beaucoup plus délicates ; la distinction à établir entre grand lymphoblaste immigré et cellule épithéliale peut être difficile ; toutefois, des techniques appropriées, telle que l'inclusion à la celloïdine et la coloration à l'azur-éosine de MAXIMOFF pourraient permettre de tourner la difficulté. Beaucoup plus compliquée, à notre sens, est d'établir, parmi les cellules exogènes jeunes pénétrant dans l'ébauche thymique, la distinction entre lymphoblastes ou leucoblastes en général, scléroblastes, angioblastes, chromoblastes pigmentaires, etc.

C'est là que gît la grosse difficulté. Elle nous a amené à appliquer à l'histogénèse du thymus, la méthode expérimentale, seule capable de donner, dans ce domaine, des résultats indiscutables.

Nous avons étudié successivement l'histogénèse du thymus chez les têtards de *rana fusca* élevés dans des conditions normales, chez les têtards exclusivement et abondamment nourris au moyen de thymus de Mammifères, chez les têtards soumis au jeûne absolu ; nous avons également étudié l'influence de l'alimentation thyroïdienne. Les résultats donnés par ce dernier mode d'alimentation sont moins importants au point de vue histogénétique, mais des plus intéressants au point de vue physiologique.

a) DÉVELOPPEMENT NORMAL

Les têtards de *rana fusca* que l'on peut se procurer facilement et abondamment, constituent un excellent matériel d'étude pour l'histogénèse du thymus.

Cette étude nous a démontré l'exactitude de la doctrine que nous défendons depuis longtemps et qui peut se résumer comme suit :

Les petites cellules thymiques ne sont pas de vrais lymphocytes et proviennent des cellules épithéliales de l'ébauche branchiale primitive. Les éléments myo-épithéloïdes sont d'origine exogène et dérivent de cellules mésodermiques introduites dans le thymus lors de l'édification, du remaniement ou du renouvellement du système conjonctivo-vasculaire intra-thymique.

Dans les premiers stades, l'ébauche thymique est formée uniquement de cellules épithéliales. Ces cellules épithéliales se divisent fréquemment par mitose. Ces mitoses sont de grande taille et donnent naissance à des noyaux-fils de grandeur très semblable à celle des noyaux d'origine. Dès ces premières phases de l'histogénèse, au moment où les plaquettes vitellines achèvent de disparaître, on peut voir des éléments mésodermiques s'accoler à l'ébauche épithéliale et, en certains points, la pénétrer. Ces cellules formeront la capsule conjonctive de l'organe et dessineront les premières travées conjonctives intrathymiques. A peu près vers la même époque, les premiers bourgeons vasculaires atteignent l'ébauche, la pénètrent et s'y ramifient.

A des stades très précoces de l'histogénèse, des cellules mésodermiques, — nous ne dirons pas « envahissent », car elles sont trop peu abondantes pour qu'on puisse parler d'*invasion* — mais, « pénètrent » l'ébauche épithéliale. Quelle est la nature de ces éléments et quelles sont leurs possibilités évolutives ? Ce sont tous les éléments du tissu conjonctif jeune : scléroblastes, leucoblastes, chromoblastes pigmentaires, etc. Leur évolution consistera : pour les premiers, à édifier les premiers tractus conjonctifs qui serviront de tuteur aux premiers capillaires, autour desquels ils édifieront plus tard les tuniques musculaires et adventicielles ; pour les chromoblastes à élaborer les particules mélaniques pour les leucoblastes a continuer leur évolution *comme ils l'eussent fait après s'être infiltrés dans n'importe quel autre tissu ou épithélium.*

C'est là en effet que se trouve le nœud de la question.

S'il est facile de démontrer la pénétration de jeunes éléments mésodermiques mobiles dans l'ébauche thymique, pénétration qui peut, d'ailleurs, s'observer également dans différentes régions de la paroi pharyngienne, il est beaucoup plus difficile de démontrer que ces jeunes éléments représentent la souche des petites cellules thymiques.

Une étude attentive, basée sur l'examen de séries très serrées et très complètes de têtards de *rana*, établit d'une façon formelle que les petites

cellules dérivent des cellules épithéliales, et ne peuvent dériver d'aucun autre élément. Si nous établissons de nombreuses mensurations des noyaux thymiques, ou plus simplement, si nous reproduisons ces noyaux à la chambre claire, à un grossissement constant, nous observons le phénomène suivant.

A partir d'un certain stade, les mitoses de cellules épithéliales ne donnent plus deux noyaux de taille semblable à celle du noyau de la cellule-mère, mais en réalité de taille un peu plus petite. Ce phénomène va se renouveler et s'accentuer, mais *très progressivement*, de façon à n'aboutir qu'après la métamorphose à la formation de cellules thymiques comparables comme petitesse à celles du thymus de *rana* adulte.

Ce mode particulier de division, réduisant progressivement la taille des noyaux-fils pourrait être appelé « réductionnel », si l'on n'employait déjà ce terme dans une tout autre acception. Aussi, avons-nous proposé de leur appliquer la dénomination de *mitoses élassotiques*, du verbe grec ελασσοῶ ; *je diminue*, le phénomène, en lui-même, portant le nom d'*élassôsis*.

Au cours de ce processus, certains noyaux épithéliaux et particulièrement ceux situés à la périphérie de l'organe conservent une taille plus considérable et jouent le rôle de cellules-souches de nouvelles petites cellules thymiques. La mitose élassotique est une des caractéristiques de l'évolution du thymus ; son aboutissant dans le thymus est la destruction pycnotique du noyau ; son apparition, sa rapidité, son évolution peuvent être, comme nous le verrons plus loin, influencés expérimentalement, tant chez l'embryon que chez l'adulte.

Quant à la formation des cellules myo-épithéloïdes, l'étude du thymus larvaire de la grenouille montre, à l'évidence, que les cellules de l'ébauche épithéliale ne sont pour rien dans leur formation. Elles n'apparaissent qu'après que des cellules connectives ont envahi l'ébauche ; elles ne se développent qu'au voisinage immédiat de travées conjonctivo-vasculaires dont elles peuvent conserver longtemps les réactions histochimiques. Comme nous l'indiquerons de façon plus détaillée dans notre travail in-extenso, la métamorphose est souvent marquée par une vraie floraison de cellules bio-et rhabdomyoïdes. A ce moment, leur apparition, leur localisation, leurs réactions ne laissent aucun doute sur leur origine.

Telles sont, bien imparfaitement résumées en quelques lignes, les constatations fondamentales que nous avons pu dégager de l'examen de préparations relatives à l'histogénèse normale. Toutefois, nous n'avons

voulu considérer les données de l'observation pures que comme des présomptions et avons voulu obtenir la preuve expérimentale de ce que nous avancions.

b) Développement du thymus chez les têtards nourris au thymus

L'alimentation abondante et exclusive des têtards au moyen de thymus de Mammifères, exerce une action très marquée sur la croissance. Les têtards deviennent notablement plus gros que les témoins nourris de façon banale. L'alimentation au moyen de corps thyroïde provoque un rapetissement de la taille et une métamorphose brusquée, précoce, pouvant entraîner la mort des animaux en expérience. C'est à Gudernatsch, que revient le mérite d'avoir attiré, pour la première fois, l'attention sur ces faits.

Si nous étudions le développement du thymus chez les têtards nourris au thymus, nous observons les trois faits fondamentaux suivants :

1° Les ébauches thymiques épithéliales sont énormes, les divisions mitotiques étant très abondantes et les noyaux étant sensiblement plus volumineux que chez les témoins.

2° L'apparition des mitoses élassotiques est un peu plus tardive que chez les témoins.

3° A une ébauche épithéliale volumineuse succède un volumineux thymus ; cette augmentation de volume résulte uniquement du nombre très grand des petites cellules thymiques, les formations myo-épithéloïdes n'étant pas plus abondantes que chez les témoins.

Nous n'insisterons, pour le moment, que sur cette troisième proposition, car elle constitue à nos yeux une preuve, quasi-évidente, de l'origine des petites cellules thymiques.

Les partisans de l'immigration lymphoïde pourraient nous objecter qu'une grande ébauche épithéliale est le siège d'une vive infiltration lymphoblastique. Les faits d'observation et le raisonnement se chargent de réfuter cette objection. La grande ébauche épithéliale des larves suralimentées au thymus n'est *jamais* le siège d'une infiltration mésodermique plus vive que celle que l'on observe chez les témoins. D'autre part, supposons un instant que nous admettions cette hypothèse, nous demande-

1. En attendant la publication du travail in-extenso, nous renverrons le lecteur à notre note préliminaire publié dans les C-R. de la réunion des anatomistes, tenue à Lausanne en 1913. Les quelques figures annexées à cette note feront bien saisir les faits décrits ci-dessus.

rons alors que l'on nous explique ce que deviennent les nombreuses cellules de l'ébauche épithéliale. *Des cellules hassalliennes* ? Certainement non, puisque les grands thymus des larves nourries au thymus ne sont pas plus riches en formations hassalliennes que les thymus de nos témoins. *Peut-être sont-elles masquées par l'abondance des lymphocystes* ? C'est évidemment faux, puisque, d'une part, nous voyons les épithélocytes continuer à se diviser et subir progressivement l'élassôsis, et, que, d'autre part, l'infiltration mésodermique a été aussi discrète que chez les larves normales.

Nous ne voyons donc pas comment on pourrait éluder les conséquences logiques de l'expérimentation, conséquences qui ne font, d'ailleurs, que corroborer ce que démontre l'observation faite avec suffisamment d'attention.

Devons-nous insister sur le fait que, chez les larves soumises à l'expérimentation, pas plus que chez les larves normales, nous n'avons jamais pu observer la genèse de lymphocytes aux dépens des tractus conjonctifs intrathymiques. Le simple raisonnement suffit, d'ailleurs, à faire rejeter cette conception. Chacun sait que la prolifération des petites cellules thymiques se fait de la périphérie vers le centre de ces boules, ce qui donne naissance à l'aspect des deux substances « corticale » et « médullaire », plus ou moins tranché. L'hypothèse de Salkind étant vraie, nous devrions, au contraire, voir les petites cellules thymiques se disposer en traînées ou en manchons avoisinant les travées conjonctives, de même que la pulpe blanche de la rate engaîne les vaisseaux. Mais, ici encore, l'observation dément formellement la théorie.

c) Développement du thymus chez les têtards soumis au jeune presque complet

Si nous laissons des larves de têtards sans aucune alimentation et en ayant soin de changer fréquemment l'eau dans laquelle elles vivent, la croissance se trouve nécessairement très ralentie. La survie peut être quelquefois assez longue.

L'étude du thymus de ces larves est des plus instructives. Nous observons ici les phénomènes inverses de ceux étudiés chez les têtards suralimentés au thymus.

1° Les ébauches épithéliales restent très petites, les mitoses étant très peu actives.

2º Les mitoses élassotiques apparaissent beaucoup plus précocement que chez les témoins. Elles se localisent à la périphérie du thymus et aboutissent rapidement à la pycnose des petites cellules thymiques.

A une petite ébauche épithéliale succède un petit thymus, quoique cette ébauche soit pénétrée, comme chez les témoins, par le mésoderme avoisinant. Lorsque les mitoses élassotiques se sont produites, on peut parfois observer quelques rares cellules hassalliennes. La mort de l'animal survient d'habitude avant que ces cellules ne soient apparues en grand nombre.

d) Influence de l'alimentation thyroidienne sur le thymus

Nous n'insisterons, dans la présente note, que sur un seul des résultats fournis par nos expériences. La thyroïdine paraît exercer une action très nette sur le thymus, en accélérant la désintégration pycnotique des petites cellules thymiques. Nous avons déjà signalé l'intérêt qui s'attache à cette observation dans une note préliminaire publiée en 1914 [1]. Nous reviendrons sur ce fait, un peu plus loin, à propos de quelques considérations sur la physiologie thymique.

Avant d'aborder ces considérations, nous croyons utile de résumer très sommairement le sujet d'une communication que nous comptions également faire au Congrès des Anatomistes, qui devait se tenir à Lyon en août 1914. Il s'agissait de recherches concernant l'influence des alimentations exclusives sur le thymus de *Rana fusca* adulte. Sitôt après l'accouplement, des grenouilles furent maintenues à l'inanition absolue, puis, après un certain temps, alimentées avec diverses glandes à sécrétion interne. D'autres grenouilles reçurent en injection intrapéritonéale des émulsions de jaune d'œuf. Cette méthode, comme nous l'avons déjà signalé dans un travail antérieur, amène l'entrée en activité rapide des cellules souches intrathymiques ; le repeuplement de la corticale thymique se fait très rapidement.

Nous ne voulons, pour le moment, attirer l'attention du lecteur que sur un fait, que l'on observe chez les grenouilles exclusivement et abondamment nourries au moyen de thymus frais de Mammifères.

Assez rapidement — moins toutefois qu'après les injections de vitellus — nous voyons la corticate thymique entrer en activité cinétique. Mais, chose curieuse, ces mitoses, au lieu d'être presque immédiatement élasso-

1. *Bull. Soc. Roy. Sc. médic. et natur.* de Bruxelles 1914.

tiques et donner rapidement de petites cellules thymiques avec les caractères que nous leur connaissons, ces mitoses, disons-nous, donnent naissance à des cellules à noyaux assez grands, rappelant les noyaux épithéliaux. Pendant une première phase, la corticale se repeuple de noyaux semblables ; ce n'est que plus tard et très progressivement, que les noyaux se condensent et prennent le type classique du pseudolymphocyte thymique.

Nous reproduisons ainsi, partiellement, chez l'adulte ce que nous avons étudié plus haut, chez la larve : une alimentation riche en produits thymiques, provoque la mitose des cellules-souches épithéliales et retarde le phénomène d'élassôsis.

Cette observation nous apporte une preuve nouvelle et puissante de la véritable nature des petites cellules thymiques.

Considérations morphologiques et fonctionnelles

Au point de vue histophysiologique, Salkind a adopté l'ancienne théorie *lymphothéliale* défendue par l'auteur belge Ver Eecke et reprise ultérieurement par Hammar. Dans cette manière de voir, le thymus est un organe mixte, formé de l'association de cellules glandulaires épithéliales et de tissu lymphoïde. De plus, le thymus serait un centre lymphopoirétique pour l'organisme en général. « Il est logique, dit Salkind, p. 264, que le thymus prenne part à la formation des lymphocytes de l'organisme... » et en cela, il adopte l'ancienne théorie de Beard.

Mais, en même temps, le même auteur estime que le thymus est probablement le plus important des centres leucolytiques : « ... destruction en masse des lymphocytes dans les organes leucolytiques, dont le thymus est probablement le plus important », p. 253. Enfin, nous avons eu le plaisir de constater, p. 256, que Salkind considère la pycnose des petites cellules thymiques comme une manifestation fonctionnelle de l'activité thymique ; c'est une opinion que nous avons défendue dans plusieurs de nos travaux antérieurs, et, comme nous croyons qu'elle mérite quelque attention, nous nous permettrons d'en revendiquer la priorité.

Mais ne donne-t-il pas la preuve de la hâte, pour ne pas dire de la légèreté avec laquelle il a poursuivi ses recherches bibliographiques, lorsque Salkind nous attribue, p. 108, l'opinion suivante : « Dustin y voit (dans le thymus) *le* centre d'*élaboration* des nucléines de l'organisme. »

Nous avons toujours parlé d'*un* centre de *régulation*, ce qui est loin

d'être la même chose. C'est par quelques considérations sur ce sujet que nous terminerons. Il est bien évident que toute théorie fonctionnelle doit avoir pour base de solides assises morphologiques. Près de dix années de recherches nous ont, croyons-nous, permis de préparer suffisamment le terrain, pour pouvoir y appliquer avec quelques chances de succès, les méthodes expérimentales.

Or, nos recherches nous ont amené à deux conclusions morphologiques fondamentales :

1° Seules les petites cellules thymiques représentent l'élément, constant, fondamental, spécifique du thymus.

2° Toutes les formations hassalliennes, épithéloïdes, myoïdes, ciliées et autres peuvent manquer; elles sont, en tous cas, très variables, très inconstantes, ne présentent aucun caractère de fixité morphologique susceptible de servir de substratum à une fonction déterminée. Leur origine même et leur mode de formation en font des éléments métaplasiques, en quelque sorte monstrueux. Métaplasie et monstruosité sont le résultat du milieu dans lequel elles vivent ; ce ne sont pas les manifestations d'une fonction définie, mais bien les épisodes d'un mode spécial de dégénérescence.

Ceci posé, examinons les manifestations fonctionnelles des petites cellules thymiques. Ce n'est certainement pas la fonction glandulaire qui prédomine chez elles : les cytoplasmes sont des plus réduits ; les chondriosomes sont rares ; les produits de sécrétion décelables histologiquement, presque nuls.

Les étapes de l'activité des petites cellules sont, essentiellement : la prolifération mitotique des petites cellules ; l'accumulation des petites cellules dans l'organe ; la disparition plus ou moins rapide de ces mêmes cellules.

Or, ces cellules, par leur nombre immense, par leur petite taille, par leur richesse en chromatine, constituent indubitablement une importante réserve nucléinienne. Cette réserve est augmentée, conservée ou répartie suivant les besoins de l'organisme. C'est ce que démontre à l'évidence, l'observation des variations saisonnières, de la périodicité sexuelle, des effets de l'inanition et de la suralimentation.

Le mécanisme de la prolifération et de l'accumulation des petites cellules thymiques est bien connu. On peut dire qu'il est universellement admis, aujourd'hui, que le repeuplement du thymus se fait, non pas par infiltration, mais bien par prolifération cinétique des petites cellules

préexistantes ou, plus exactement, de cellules souches à capacité mitotique considérable. Le mécanisme de l'utilisation est plus délicat à saisir, et partant plus sujet à discussion. Le dépeuplement du thymus peut, en effet, se concevoir de deux façons : *ou bien* les petites cellules thymiques quittent le thymus, soit par émigration directe transcapsulaire, soit en s'engageant dans les capillaires sanguins ou lymphatiques, *ou bien*, au contraire, les petites cellules se détruisent sur place par pycnose et leur produit de désintégration sont, ou bien repris par des phagocytes, ou bien mis directement en liberté dans le système vasculaire sanguin ou lymphatique.

Ce second mode de destruction peut s'observer, avec une intensité considérable, dans les thymus roentgénisés (voir la thèse de CRÉMIEU).

Diverses considérations nous amènent à considérer plus que jamais ce mode de destruction *in situ* comme l'aboutissant normal de l'évolution de la petite cellule thymique. Nos recherches sur l'influence de l'alimentation sur le thymus de *Rana fusca* larvaire ou adulte nous ont apporté à ce sujet des précisions intéressantes.

Que constatons-nous, en effet ?

1° Qu'une alimentation très abondante en nucléine provoque la multiplication active des cellules-souches, et que les cellules ainsi formées conservent plus longtemps que normalement des noyaux de taille assez considérable, rappelant les noyaux des cellules-souches ou des cellules épithéliales primitives ; l'élassôsis est plus lente et plus tardive.

2° Que la disette alimentaire provoque une accélération dans la réduction nucléaire élassotique et, partant, une formation précoce de petites cellules rapidement frappées de pycnose.

3° Que la sécrétion thyroïdienne, dont l'action excitatrice générale sur l'évolution, la croissance, l'assimilation est bien connue, exagère et accélère la désintégration pycnotique des petites cellules thymiques.

Ces observations permettent de concevoir, dès à présent, les grandes lignes de la physiologie du thymus, en tant qu'*un des centres* de la régulation du métabolisme nucléinien. Elles nous laissent entrevoir l'intervention d'hormones parties d'autres organes et pouvant modifier l'accumulation ou la libération des produits nucléiniens. Au niveau du thymus, se passe vraisemblablement pour la nucléine, ce qui se passe au niveau du foie pour le sucre et le glycogène dont la fixation, la mobilisation, la destruction sont profondément influencées par les hormones pancréatiques.

Si l'on veut bien songer à l'importance primordiale du métabolisme

nucléinien, en tant que facteur de la division cellulaire, si l'on veut se rappeler que la division cellulaire est à la base de la fécondation, de l'ontogénèse, de la croissance, puis plus tard de la réparation des tissus, et aussi, hélas ! de la formation des tumeurs malignes, on se rendra aisément compte du champ immense et fertile qui reste ouvert à l'investigation !

Rennes, 10 mars 1916.

TABLE SPÉCIALE DES NOTES ET REVUE

1915-1916 — Tome 55.

Articles originaux

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
Tome 55, p. 1 à 18
15 Novembre 1914.

NOTES DE BIOLOGIE CYTOLOGIQUE

QUELQUES RÉSULTATS

DE LA MÉTHODE DE CULTURE DES TISSUS

IV. — LA RÉTINE

PAR

CH. CHAMPY
Professeur agrégé à la Faculté de médecine de Paris.

J'ai déjà indiqué, dans un article général, les faits principaux qui résultent de l'étude des cultures de rétine : la survie de la névroglie et la dégénérescence des éléments nerveux ; mais cet objet mérite à tous égards une étude plus détaillée. Je ne suis pas encore en mesure d'exposer des résultats tout à fait complets ; cela nécessite l'emploi de méthodes spéciales et inconstantes comme les méthodes d'imprégnation argentique et la difficulté de la technique histologique s'ajoutant aux difficultés expérimentales, il devient très laborieux d'obtenir des préparations. Je tiens cependant à signaler dès maintenant un certain nombre de faits intéressants[1].

Je ne crois pas utile d'exposer ici la bibliographie des cultures de système nerveux. Cette bibliographie est, d'une part très abondante, et d'autre part n'a que de lointains rapports avec les questions soulevées ici. On pourra voir les travaux de HARRISSON (*Journal of experimental medizin*, **1911**) ; MARINESCO (*C. R. Soc. de Biologie*, **1913**) ; LEGENDRE (*C. R. Société de Biologie*, **1912**) ; OPPEL **1912**, etc.

1. Les cultures ont été faites bien entendu dans le plasma de l'animal même qui a fourni la semence et laissées à la température du laboratoire. J'ai fait aussi quelques cultures de rétine de chat et de cobaye en plasma hétérospécifique. C'est surtout aux rétines de lapin que j'emprunterai cet exposé.

Je n'indique pas non plus de noms d'auteurs à propos de la structure de la rétine, car je ne fais allusion qu'à des faits qui se trouvent consignés dans tous les traités classiques du système nerveux et particulièrement dans celui de Cajal.

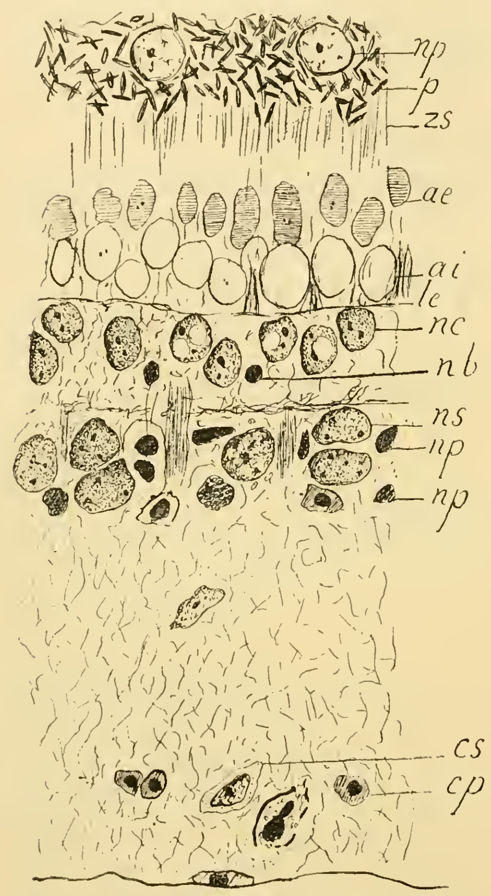


Fig. 1. *Aspect d'ensemble d'une rétine de tortue* (4 jours de culture, n° 568). *np*, noyau des cellules pigmentaires ; *p*, pigment aciculaire ; *zs*, zone striée séparant le pigment des cellules visuelles ; *ae*, article externe ; *nc*, noyau des cônes ; *nb*, noyaux pycnotiques appartenant sans doute à des cellules à bâtonnet ; *ns*, noyaux survivants ; *np*, noyaux pycnotiques de la couche des grains moyens ; *cs*, cellules survivantes ; *cp*, cellules pycnotiques de la couche ganglionnaire. Fixation de Bouin, coloration de Prenant.)

J'ai fait jusqu'ici des cultures de rétine de lapin d'une part et d'autre part des cultures de rétine de tortue. Ces deux objets présentent de notables différences d'évolution, mais aussi des ressemblances qui sont d'autant plus intéressantes à noter. La différence capitale porte sur la durée des phénomènes. Chez la tortue, les choses vont environ quatre fois moins vite que chez le lapin. Les dégénérescences et les phénomènes de culture véritable évoluent avec la même lenteur.

La rétine est favorable à la culture à cause de sa minceur qui permet aux tissus de respirer à peu près convenablement. Cependant il y a, d'un point à l'autre d'une même culture, des différences d'évolution selon qu'on est plus ou moins près de la surface, selon que la rétine s'est trouvée déployée ou tassée sur elle-même. Bien que ces différences ne soient jamais aussi grandes que dans les autres cultures, j'ai choisi pour cette étude les points où les conditions étaient les meilleures.

Je vais maintenant étudier couche par couche l'évolution des divers éléments rétiniens.

1. Couche pigmentaire. — Lorsqu'on enlève avec une pince la

rétine d'un mammifère, on sait qu'on obtient une membrane blanchâtre et que la couche pigmentaire reste adhérente à la choroïde. Je n'ai donc pas eu l'occasion d'étudier ici l'évolution des cellules pigmentaires[1]. Chez la tortue, au contraire, il s'est presque toujours trouvé que j'ai enlevé avec la rétine la couche pigmentaire et quelques bribes de choroïde. Les cellules pigmentaires restent vivantes dans les cultures. Après quatre jours, elles sont d'aspect et de structure encore à peu près normaux, autant que j'en ai pu juger avec les méthodes employées (fixation de Bouin).

Le pigment semble s'être concentré autour des noyaux tandis qu'entre la zone proprement pigmentaire et les cellules visuelles se distingue une zone striée verticalement (fig. 1, 2) qui se colore en vert par la méthode de Prenant. Après huit jours, le pigment a considérablement diminué sans que j'aie pu déterminer comment il se résorbe. Les grains pigmentaires aciculaires subissent d'abord *une sorte d'agglutination* en paquets denses puis se résorbent ensuite peu à peu sans laisser de trace. Le protoplasme des cellules pigmentaires est alors formé de trabécules verticaux de coloration mucoïde où l'on ne trouve plus que de rares grains de pigment (fig. 2).

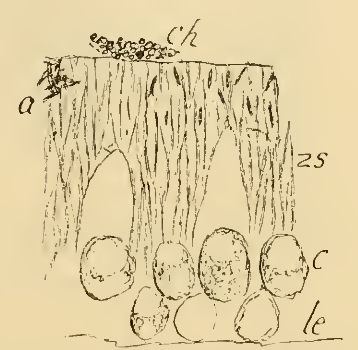


FIG. 2. *Aspect des cellules pigmentaires dans une préparation de rétine de tortue* de 7 jours de culture (n° 569) *le*, limitante externe ; *c*, cônes ; *zs*, zone protoplasmique striée ; *a*, amas de pigment rétinien agglutiné ; *ch*, pigment choroïdien. (Même technique que fig. 1.)

2. LA COUCHE DES CELLULES VISUELLES. — La rétine de lapin renferme surtout des bâtonnets, au contraire les cônes sont très abondants chez la tortue.

Chez le lapin, la dégénérescence des bâtonnets est rapide et brutale. En vingt-quatre heures, leurs noyaux se sont complètement pycnosés et ne forment plus qu'un bloc compact un peu vacuolaire. Le bâtonnet lui-même subit des transformations rapides qu'il est difficile de sérier : l'article externe se divise en une partie périphérique, claire et incolorable, et une masse noire (*a e* fig. 3) qui présente souvent au début la trace d'une striation transversale. L'article interne subit une dégénérescence granuleuse. *La dégénérescence des bâtonnets est donc totale et synchrone.* Au contraire, il semble que *les cônes survivent un temps plus long*, du moins trouve-

1. M. F. COCA a étudié dans mon laboratoirel 'évolution de la rétine cilialre, et par conséquent du pigment rétinien.

t-on parmi les noyaux des cellules visuelles quelques noyaux survivant deux jours environ ; ils occupent la situation des noyaux des cônes, sont à peu près aussi nombreux qu'eux, ont la chromatine disposée autrement qu'elle est dans les noyaux des bâtonnets. Je ne suis pas arrivé à distinguer les cônes eux-mêmes[1] perdus qu'ils sont dans le dégénérat provenant des bâtonnets. Le troisième ou le quatrième jour, ces noyaux finissent par chromatolyse.

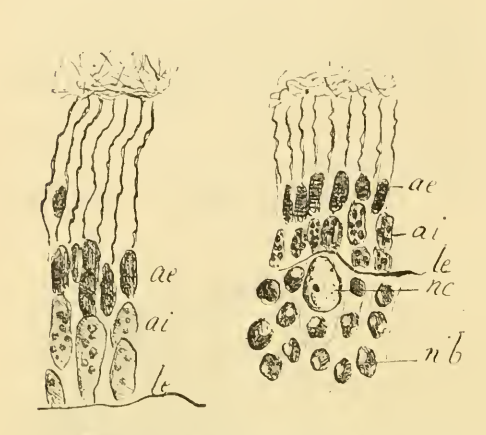


Fig. 3. *Modification des cellules visuelles du lapin* après 2 jours de culture. (Nos 289 et 290) *le*, limitante externe ; *ai*, article interne ; *ae*, article externe des bâtonnets ; *nc*, noyau d'un cône ; *nb*, noyaux pycnotiques des bâtonnets. (Fixation Benda, coloration fer.)

Le fait que les cônes dégénèrent moins rapidement que les bâtonnets ne doit pas étonner, puisqu'on sait que les bâtonnets sont de beaucoup les plus différenciés et que les conditions de leur vie doivent sans doute être plus délicates.

Les cônes de la tortue régressent lentement et présentent des aspects curieux. L'article interne devient réticulé ou vacuolaire et il y apparaît nettement un diplocentre. L'article externe était en général assez mal fixé dans mes préparations. J'ai pu constater seulement que le cil qui en constitue l'axe redevient souvent très apparent (fig. 4). Les noyaux des cônes survivent longtemps, plus longtemps que ceux des bâtonnets et, comme chez la tortue les cônes dominent, la couche des noyaux des cônes et bâtonnets présente de très nombreux noyaux survivants et très peu de noyaux pycnotiques contrairement à ce qui s'observe chez le lapin.

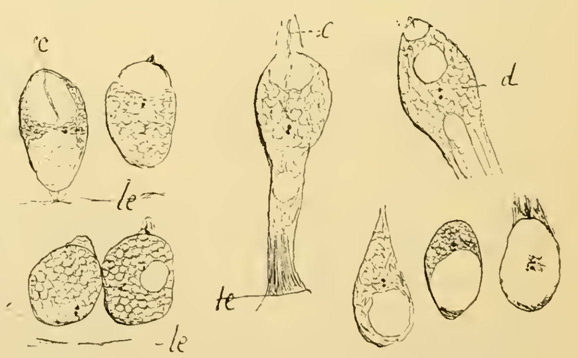


Fig. 4. *Transformation des cônes chez la tortue*, apparition d'un diplocentre : *d* ; *c*, cil ; *le*, limitante externe. (Nos 568et 569) Fixation de Bouin, coloration de Prenant.

1. Il faut bien se rendre compte des difficultés techniques auxquelles on se heurte : par exemple c'est exceptionnellement et tout à fait par hasard qu'on a eu une coupe exactement verticale, car la rétine s'est plissée et déplacée dans le plasma pendant la coagulation.

A noter un fait intéressant : c'est que dans les points où la couche pigmentaire est arrachée et séparée des cônes, la dégénérescence des cellules visuelles est plus rapide. La survie des cônes de la tortue n'a

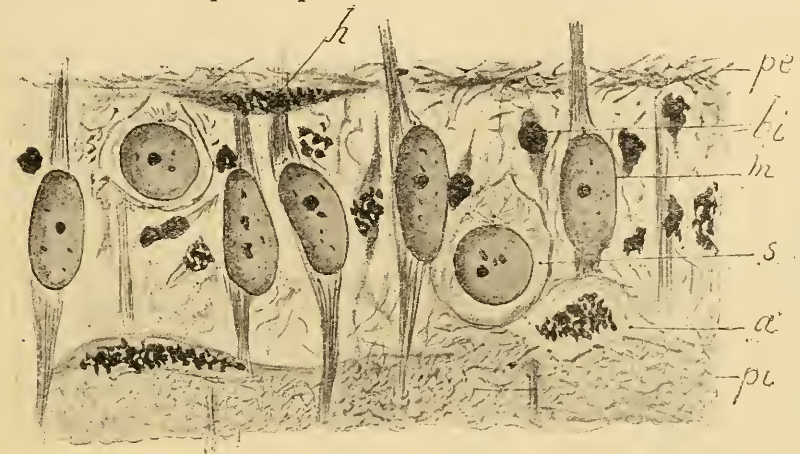


FIG. 5. *Couche des grains moyens*, rétine de lapin, culture de 48 heures (n° 289). *pe*, zone plexiforme externe ; *pi*, plexiforme interne ; *bi*, cellules bipolaire pycnotique ; *h*, cellule horizontale ; *a*, cellule amacrine en dégénérescence ; *M*, cellule de Müller ; *s*, cellule ronde (?) survivante. (Fixation de Benda, coloration fer.)

cependant jamais paru être indéfinie, après huit jours, leurs noyaux présentent des phénomènes de chromatolyse.

3. Les couches plexiformes. — Avec les méthodes ordinaires, ces couches externe ou interne ne paraissent pas sensiblement modifiées ainsi qu'on pouvait d'ailleurs s'y attendre. Le plexus semble cependant se raréfier peu à peu.

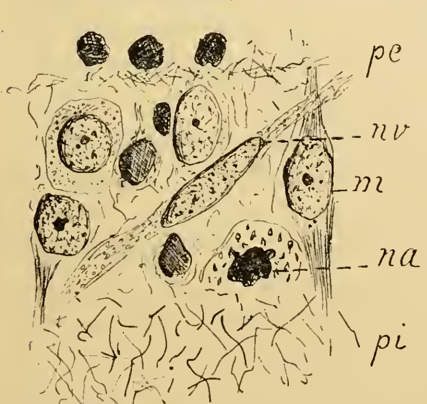


FIG. 6. *Couche des grains moyens*, rétine de lapin, 48 heures de culture. (Même préparation que précédemment mêmes signes). *nv*, noyau vasculaire.

4. La couche granuleuse moyenne. — C'est la plus intéressante à étudier à cause de la variété des éléments qui la constituent.

Cellules nerveuses. Chez le lapin on y observe d'emblée des pycnoses dans les noyaux des cellules bipolaires. La dégénérescence de quelques unes de ces cellules est déjà complète en vingt-quatre heures. Mais toutes ne dégénèrent pas avec la même rapidité. Le deuxième jour, on en trouve de complètement pycnotiques et d'autres dont la pycnose débute à peine. Il en est de

même chez la tortue où les éléments en involution semblent cependant beaucoup moins nombreux au début (fig. 1).

On trouve à la partie supérieure de la couche des cellules bipolaires des éléments à direction tangentielle qui se pycnosent rapidement et qui représentent certainement les cellules horizontales étant données leur direction et leur situation (fig. 5).

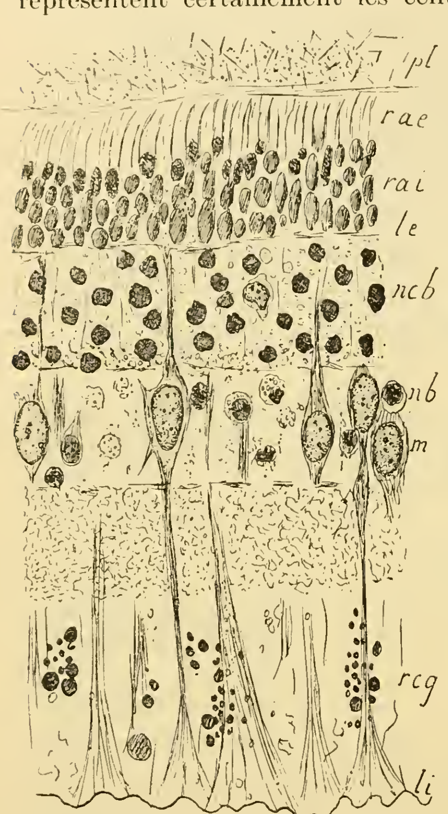


Fig. 7. *Ensemble d'une rétine de lapin*, 48 heures de culture. *pl*, plasma ; *rae rai*, résidus des articles interne et externe des bâtonnets ; *le*, *li*, limitante ; *ncb*, noyaux des bâtonnets ; *nb*, noyaux des cellules bipolaires ; *rcg*, résidus granuleux de cellules ganglionnaires ; *M*, fibres de Müller dont la forme est devenue des plus nettes. (Fixation de Benda, coloration fer.)

A la partie inférieure de la couche granuleuse moyenne on rencontre des éléments, pas très nombreux, de taille variable, dont la dégénérescence se fait par chromatolyse plutôt que par pycnose (fig. 5, 6), et dont la disparition est relativement tardive, un peu plus lente certainement que celle des cellules bipolaires. La situation et la forme de ces éléments permettent d'affirmer qu'il s'agit de cellules amacrines.

En résumé, on observe la dégénérescence plus ou moins rapide des trois espèces d'éléments nerveux de la couche granuleuse moyenne : cellules bipolaires, amacrines et horizontales[1].

Le fait saillant qui mérite de retenir l'attention est *la dégénérescence inégalement rapide des cellules bipolaires*. Je pense qu'on doit en donner l'interprétation que voici : ces éléments sont en relation les uns avec des cônes, les autres avec des bâtonnets. Comme ceux-ci dégénèrent plus vite que ceux-là, les cellules bipolaires qui sont en connexion avec eux sont tout de suite dans des conditions anormales, ce qui n'est pas pour les autres cellules bipolaires. De là des dégénérescences plus ou moins rapides.

1. Ce qui est conforme aux observations de M. F. Coca et moi-même sur les cultures de centres nerveux divers où constamment les éléments nerveux meurent très vite (tandis que dans les ganglions la dégénérescence est lente et progressive).

En faveur de cette explication, je signalerai le fait que les cellules bipolaires dégénèrent au début en très grand nombre chez le lapin et en très petit nombre chez la tortue où les cônes dominent.

Étudions maintenant les éléments qui sont le siège de culture véritable et où se passent des phénomènes très importants.

Fibres de Müller. Il en est une catégorie dont l'étude est commode, ce sont les fibres de Müller. Dès le deuxième jour de culture, le *squelette de soutien de la rétine devient particulièrement apparent* au milieu des éléments dégénérés. Il devient facile de suivre les fibres de Müller d'une limitante à l'autre (fig. 7, 9). Chez le lapin, ces éléments apparaissent alors constitués par une fibre fusiforme tronquée se terminant par une extrémité relativement étroite sur la limitante externe, se renflant au niveau du noyau, se rétrécissant à nouveau pour s'épanouir en un pied élargi à leur insertion sur la limitante interne. Cette fibre montre une fine fibrillation qu'on saisit déjà sur la rétine normale au niveau du pied, mais qui, dans les cultures, devient très nette dans toute la longueur de la fibre. Elle s'interrompt un peu autour du noyau. Les fibrilles se teignent en rose par la méthode de Prenant contrairement au plexus nerveux fondamental qui (déjà dégénéré sans doute) prend en général le vert.

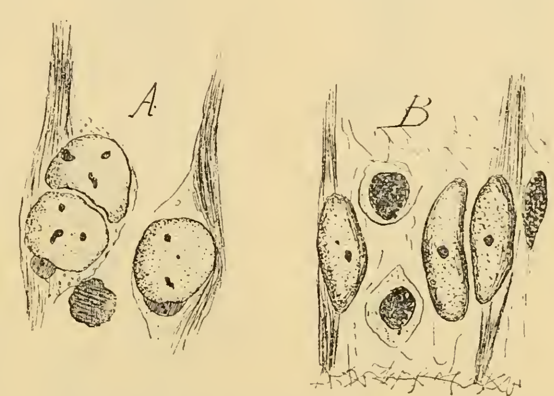


FIG. 8. *Images de clivage dans les noyaux de Müller* : transversal en *A* ; longitudinal en *B*. *A*, 3 jours de culture, n° 291, les centres sont devenus très apparents ; *B*, 48 heures de culture, n° 289.

Le noyau occupe habituellement le milieu de la fibre, quelquefois il est un peu latéral (fig. 7, 8).

Chez la tortue, les fibres de Müller ont, comme on sait, un tout autre aspect. Lors de la dégénérescence des éléments nerveux, elles apparaissent comme constituées par un corps cylindrique qui s'insère largement sur la limitante externe et vient se ramifier au niveau de la couche plexiforme externe pour s'insérer sur la limitante interne par plusieurs extrémités étroites (fig. 9). Le noyau occupe une situation latérale par rapport à la fibre. Les squelettes de soutien obtenus dans les cultures sont souvent des plus démonstratifs.

Au début de la culture, le cytoplasme qui entoure le noyau de Müller et qui, normalement, est à peine perceptible, augmente progressivement. Après quarante-huit heures chez le lapin, quatre jours chez la tortue, on observe des images de clivage très abondantes. Vers ce moment, les noyaux des cellules de Müller sont nombreux et fréquemment jumelés (fig. 8). Un centre bicorpusculaire apparaît assez régulièrement à l'extrémité supérieure ou inférieure du noyau (fig. 8). Chez le lapin, un filament prophasique se distingue vers le troisième jour dans divers noyaux, et les mitoses apparaissent. Avant d'étudier l'évolution ultérieure de ces éléments, je dois dire qu'on trouve dans la couche des grains moyens quelques cellules survivantes sur l'interprétation desquelles je ne suis pas encore fixé avec certitude. Ce sont des éléments arrondis à noyau clair, à centre cellulaire bien apparent qui ne paraissent pas en relation avec les fibres de Müller.

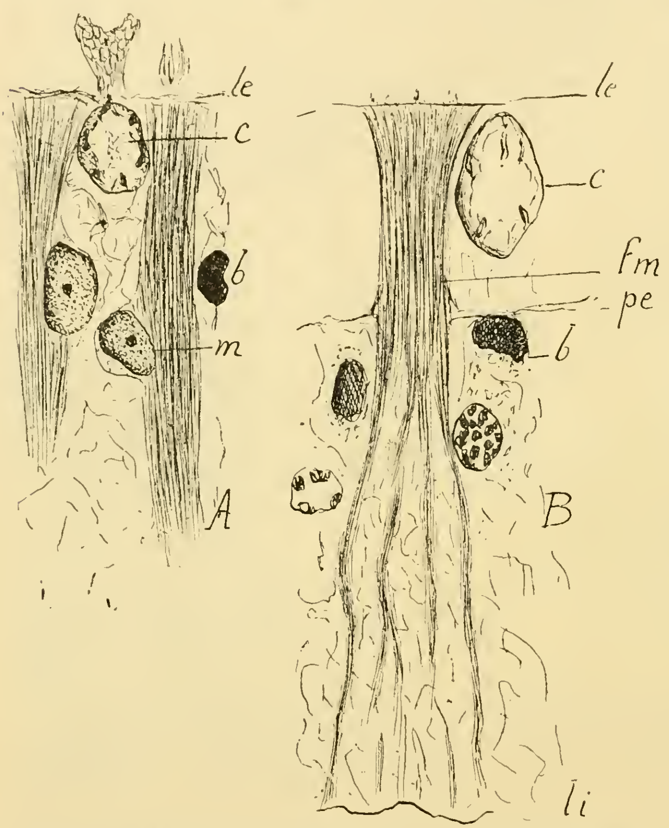


FIG. 9. *Fibres de Müller chez la Tortue* (n° 563 : 7 jours de culture) devenues très apparentes. En *B*, on ne voit que la fibre : *fm* ; *c*, noyau d'un cône en chromatolyse ; *b* noyau d'une cellule bipolaire ; *pe*, plexiforme externe. En *A*, on voit les rapports des fibres et des noyaux qui commencent à s'entourer de cytoplasme. (Fixation de Bouin, coloration de Prenant.)

Plusieurs interprétations peuvent en être données. Ce seraient des cellules bipolaires survivantes ? Leur forme ne l'indique pas, leur persistance à côté d'autres cellules bipolaires dégénérées serait singulière. Seraient-ce des cellules bipolaires qui, se trouvant en relation avec les cônes, persisteraient ? Je ne le crois pas, car ces élé-

ments persistent encore, alors que les noyaux des cônes sont nettement en chromatolyse. Ce peut être aussi, et je penche pour cette interprétation, des cellules procédant par clivage des noyaux des cellules bipolaires, l'un des éléments qui provient du clivage restant seul en relation avec la fibre. Cette interprétation a pour elle la similitude de ces noyaux et de ceux des fibres de Müller. Je ne puis dire si des mitoses apparaissent dans ces éléments, les cellules étant toujours très transformées du fait du gonflement mitotique.

Du troisième au quatrième jour, *des mitoses apparaissent donc dans*

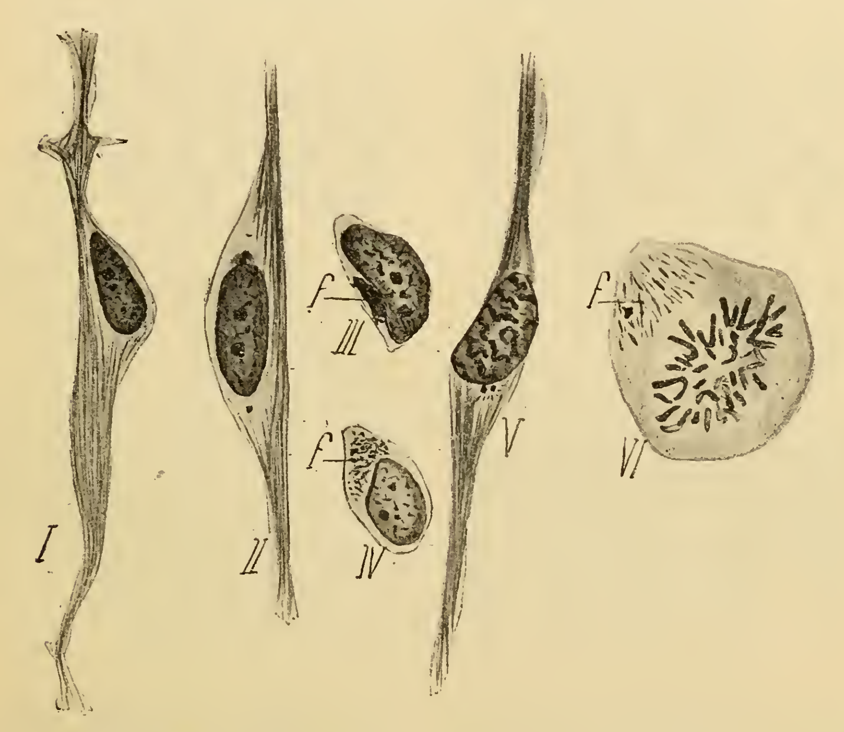


FIG. 10. *Evolution des fibres de Müller dans les cultures* (emprunté à diverses préparations). *I*, fibre où le cytoplasme commence à se gonfler ; *II*, le centre est devenu apparent ; *III* et *IV*, coupes transversales montrant le rapport du noyau et des fibrilles : *f* ; *V*, prophase ; *VI*, aster vu de dessus.

les éléments survivants de la couche granuleuse moyenne. Ces mitoses sont assez nombreuses, on en peut trouver plusieurs sur une coupe d'un lambeau de rétine de un millimètre ou moins. Elles sont normales quant au nombre des chromosomes et à la disposition du fuseau. Le gonflement mitotique de la cellule est particulièrement sensible et les éléments en division paraissent énormes à côté des éléments voisins. *L'axe des figures de mitose est toujours parallèle à la direction des fibres de Müller.*

Parmi les éléments en mitose, il en est un petit nombre dont on ne

pourrait plus reconnaître l'origine si l'on n'avait pas suivi pas à pas l'évolution des cultures. Il en est d'autres au contraire dont la nature est évidente : ce sont des fibres de Müller.

Le protoplasma jeune qui se reforme au début autour du noyau des fibres de Müller dissocie quelquefois un peu les fibrilles ou les rejette laté-

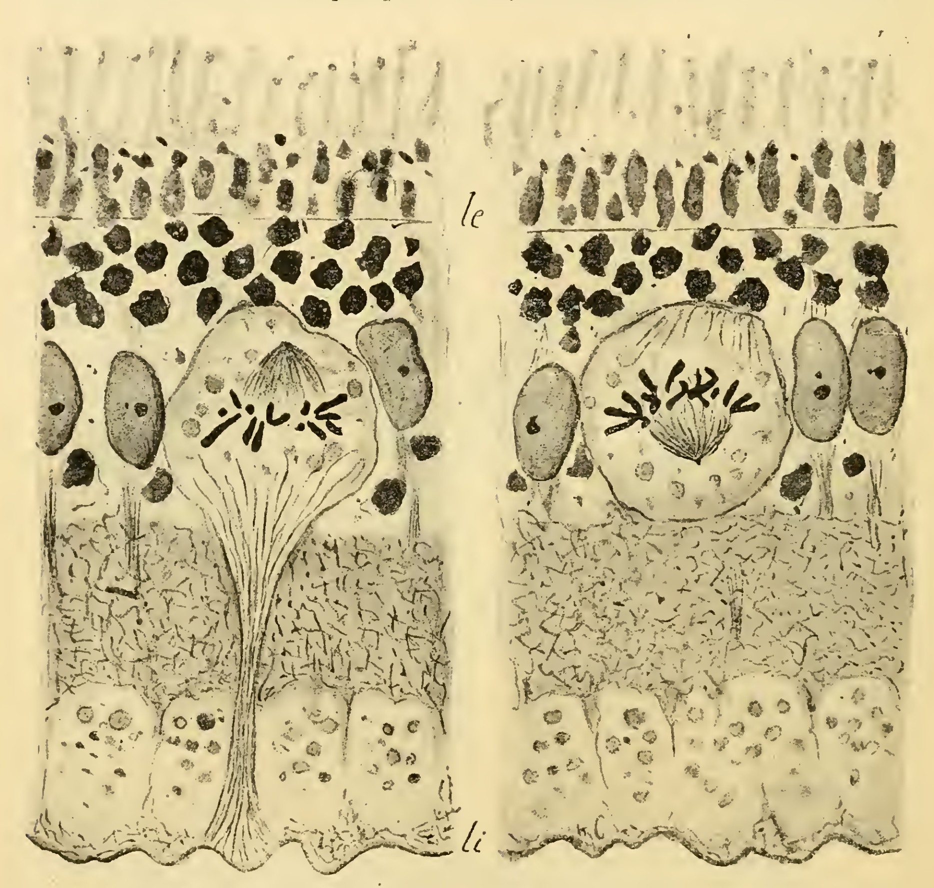


FIG. 11. *Mitose dans une cellule de Müller étudiée sur deux coupes successives.* La cellule en mitose a gardé ses connexions avec la fibre. N° 291, 3 jours de culture. Fixation de Benda, coloration au fer.

ralement en un ou deux gros faisceaux. Le gonflement mitotique achève cette dissociation et souvent on voit les fibrilles d'une fibre de Müller venir s'épanouir dans le cytoplasme d'un élément en mitose soit régulièrement (fig. 11), soit latéralement (fig. 13). Les fibrilles dissociées paraissent se dissoudre peu à peu dans le cytoplasme. A la télophase, elles ont presque totalement disparu. Les figures 11, 13, 14 montrent sans contestation possible que ce sont bien des noyaux de fibres de Müller qui

se multiplient par mitose. Ainsi que je l'ai fait observer déjà, cette observation prend une importance particulière du fait que *ces éléments très différenciés ne se multiplient plus jamais chez l'adulte* et que même on n'a pas décrit, que je sache, de mitoses dans des cellules névrogliques quelconques depuis le moment où elles sont différenciées comme telles.



FIG. 12. *Mitose dans une cellule de Müller.* Les connexions avec la fibre ne sont plus apparentes. (N° 291.)

Le quatrième jour, les cellules survivantes dans la couche granuleuse moyenne sont nombreuses et n'affectent plus l'arrangement vertical des fibres de Müller, mais sont disposées sans ordre. Les fibres elles-mêmes ne sont plus guère visibles dans l'épaisseur de la couche granuleuse moyenne. On voit seulement leurs extrémités dans le reste de la rétine.

Le quatrième jour, apparaît un phénomène qui interfère avec la multiplication cellulaire et semble la ralentir sensiblement. Les cellules sur-

vivantes pourvues après la mitose d'un cytoplasme relativement abondant commencent à *incorporer les noyaux pycnotiques et les débris divers qui les entourent*. Il semble qu'un certain nombre d'éléments succombent pendant ce processus sans doute à cause de l'extrême abondance des dégéné-



FIG. 13. *Mitoses dans des cellules de Müller* (Nos 290 et 291). On voit dans le cytoplasme les fibrilles : *f*, dissociées par le gonflement mitotique. (3 jours de culture.)

rats[1]. Chez la tortue, les phénomènes de clivage semblent au début très actifs. Vers le septième jour, on obtient une belle préparation du squelette de soutien de la rétine. Les cellules semblent à ce moment s'être rendues indépendantes de la fibre de Müller et continuer leur évolution à côté et indépendamment d'elle.

Dans la couche plexiforme interne, on observe quelques rares cellules

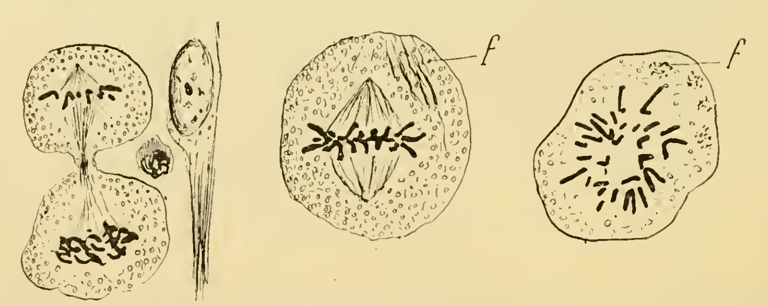


FIG. 14. *Figures de mitose dans les cellules de Müller* (Nos 291 et 293, 3 et 4 jours de culture). Fixation de Benda et coloration de Prenant.

pycnotiques à direction quelconque qui paraissent répondre aux cellules amacrines aberrantes signalées dans cette région.

5. COUCHE GANGLIONNAIRE. — *Eléments nerveux*. Les cellules gan-

1. Je n'ai pas encore suffisamment étudié ce qui se passe ensuite ; j'y reviendrai dans d'autres notes.

glionnaires ne dégénèrent pas aussi rapidement que les cellules bipolaires. Il en est cependant un assez grand nombre dont la dégénérescence est rapide, mais lorsque les conditions sont très favorables, *elles peuvent survivre un temps assez long*.

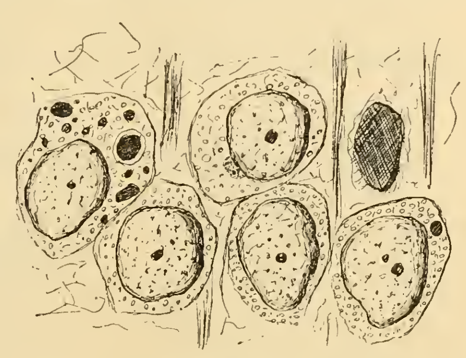


Fig. 15. *Cellules indifférentes provenant des cellules de Müller.* (Culture de 4 jours, N° 293). La phagocytose des dégénérats voisins commence. Même technique que ci-dessus.

Chez le lapin, on en trouve encore de vivantes le troisième et même le quatrième jour.

La survie de ces éléments n'est en rien comparable à celle des cellules de Müller qui aboutit à un rajeunissement et à une prolifération, c'est seulement une dégénérescence lente, comparable à celle que j'ai observée après Legendre dans les cellules des ganglions spinaux. Les cellules ganglionnaires de la rétine de lapin sont des éléments de taille très variable, mais toujours assez grande. Leur aspect est lui-même assez changeant. Leur cytoplasme est tantôt relativement clair, tantôt foncé. Les corps de Nissl sont en général nets et abondants.

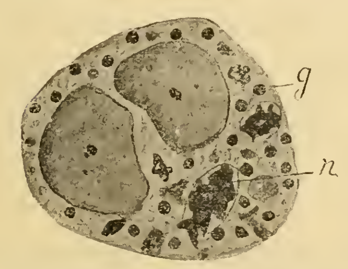


Fig. 16. *Cellules de Muller agglutinées phagocytant les corps étrangers voisins.* (N° 293). *g*, grains de graisse ; *n*, noyaux pycnotiques phagocytés.

Les éléments qui meurent les premiers jours sont frappés de pycnose et leur cytoplasme devient vacuolaire avant que les corps de Nissl se dissolvent.

Au contraire, dans les éléments survivants, il y a le deuxième jour une chromatolyse (dissolution des corps de Nissl) des plus nettes. En même temps, le noyau se trouve peu à peu dévié sur le côté où il se recourbe, en devenant réniforme. *Il apparaît alors un centre cellulaire très net* constitué par deux ou plusieurs cen-



Fig. 17. *Trois cellules ganglionnaires de la rétine en survie* le 3e jour. N° 291. Chromatolyse et centre cellulaire redevenu apparent.

trioles entourés d'une masse dense à disposition nettement radiée. Les corps de Nissl ont à ce moment disparu (fig. 17).

On observe des éléments de cet aspect le deuxième, le troisième et le quatrième jour. Il semble qu'à ce moment il y en ait un certain nombre

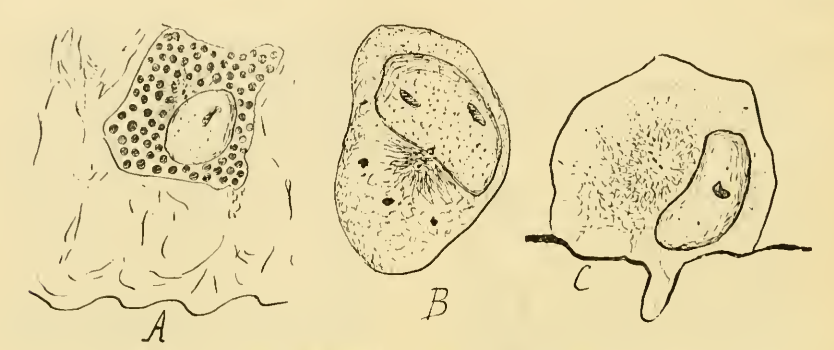


FIG. 18. *Involution des cellules ganglionnaires. A*, cellule chargée de graisse le 4e jour ; *BC*, le 3e jour.

qui dégénèrent par fragmentation du noyau en même temps que le cytoplasme se densifie. Dans beaucoup, la sphère devient véritablement énorme, les images rappellent d'une façon très précise certaines dégénérescences que j'ai décrites dans les spermatogonies des Batraciens. Le quatrième jour, des granulations graisseuses apparaissent dans ces cellules comme d'ailleurs dans toutes les autres.

Il y a certainement des éléments ganglionnaires qui sont encore en vie au delà du quatrième jour, mais je ne les ai jamais vus montrer la moindre

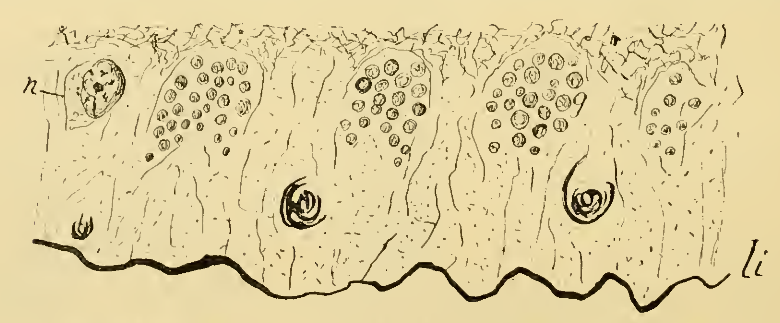


FIG. 19. *Résidus granuleux laissés par des cellules ganglionnaires dégénérées. n*, cellule névroglique survivante. (N° 290).

tendance à se multiplier, il semble bien que ce ne soit qu'une dégénérescence lente, une *involution progressive*.

Les cellules ganglionnaires dégénérées laissent souvent à leur place des grains chromatiques ou graisseux (fig. 19). Il se produit d'ailleurs

beaucoup de granulations de cette espèce dans la couche ganglionnaire et il semble bien que toutes ne viennent pas des cellules nerveuses ; je ne puis préciser leur origine.

En somme, l'évolution des cellules ganglionnaires de la rétine est très particulière : involution lente au lieu de dégénérescence brutale et rapide. En anticipant un peu sur des faits qui ne sont pas encore publiés, je puis dire que cette particularité justifie curieusement leur nom de ganglionnaires, car elles se rapprochent par là des éléments des ganglions cérébro-spinaux et s'éloignent des éléments des centres nerveux auxquels tout les rattache d'autre part. Les différences d'évolution qu'on observe d'une cellule ganglionnaire à l'autre tiennent surtout aux différences de condition, mais aussi sans doute aux différences évidentes qu'on trouve normalement entre elles.



FIG. 20. *Cellules névrogliques survivantes* dans la couche ganglionnaire. N° 291, 3 jours de culture.

Eléments névrogliques. On trouve parmi les cellules ganglionnaires des éléments plus petits qui *survivent à peu près tous* sans donner le moindre signe de dégénérescence. Ils sont peu nombreux et correspondent assez exactement aux cellules névrogliques (cellules en araignée) qu'on signale à ce niveau. Leur cytoplasme augmente beaucoup de volume et paraît perdre peu à peu toute relation avec le réseau interposé (fig. 21). Je n'y ai pas rencontré de mitoses, ce qui d'ailleurs ne prouve rien : 1° parce que ces éléments sont peu nombreux et que s'il y a des karyokinèses, elles doivent être rares ; 2° parce que, comme j'y ai insisté ailleurs il semble que les éléments névrogliques ne deviennent capables de multiplication que lorsque les cellules nerveuses sont tout à fait disparues. Or, ici, les cellules gan-

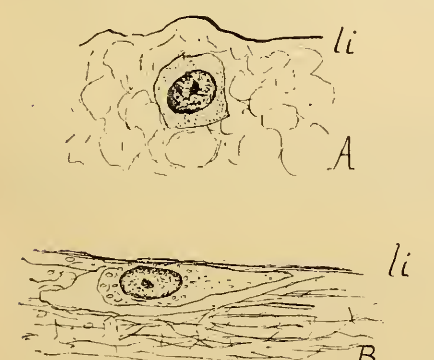


FIG. 21. *Cellules névrogliques survivantes* dans la couche des fibres optiques. *A*, chez une totue (7 jours de culture); *B*, chez un lapin (4 jours de culture).

glionnaires survivent longtemps, je n'ai pas encore suivi les cultures jusqu'à leur disparition complète.

6. Couche des fibres optiques. — On y rencontre des dégénérats divers dont il n'est pas toujours facile de déterminer l'origine, et quelques éléments névrogliques analogues à ceux de la couche ganglionnaire. Comme il y a dans cette région de nombreux vaisseaux, il n'est pas toujours facile de distinguer les éléments d'origine vasculaire des éléments

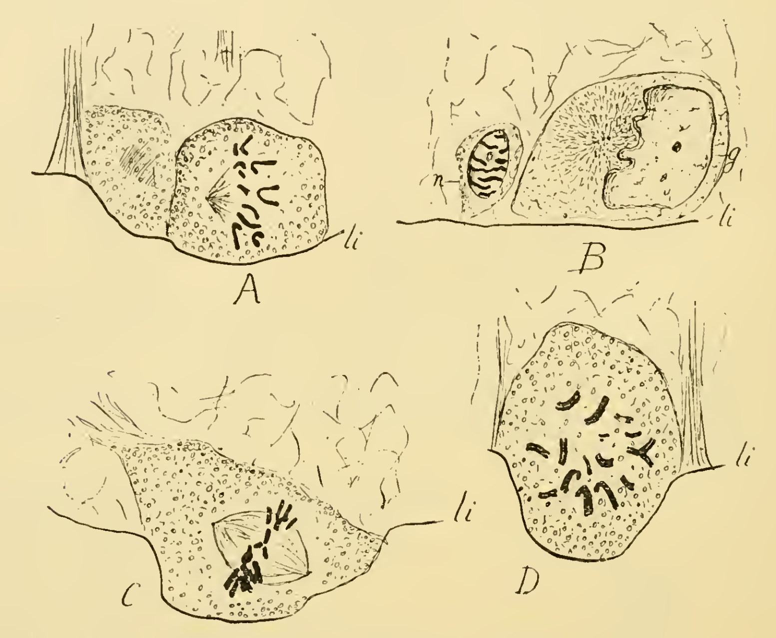


Fig. 22. *Mitoses dans la couche du nerf optique. A*, 3 jours de culture (N° 291 : *A, C, D*) (N° 290 : *B*). *A, C, D* sont dessinées en des points où les fibres optiques forment une couche épaisse ; *B*, en un point où elles sont très minces. *A* et *C* sont vraisemblablement des éléments d'origine vasculaire. En *B*, il y a une cellule ganglionnaire : *g* ; *n* est une cellule très probablement névroglique, en tous cas isolée sur la série des coupes ; D est également isolée *li*, limitante interne.

névrogliques et, malgré la précaution que j'ai prise d'étudier toujours des coupes en série, je n'ai pu déterminer avec certitude la nature de tous les éléments que je voyais.

Le troisième jour, on observe dans cette région d'assez nombreuses mitoses (fig. 22). Les unes siègent certainement dans des éléments endothéliaux ou périvasculaires, ainsi qu'on peut s'en rendre compte en retrouvant sur la série des coupes une traînée continue de cellules. Mais il est des éléments en mitose qui sont sans aucun doute isolés Je pense que ce sont des cellules névrogliques bien que je ne puisse jusqu'ici l'affirmer absolument. Il faut remarquer que les éléments névrogliques survivent

sans donner le moindre signe de dégénérescence et qu'ils n'ont pas ici les mêmes raisons de rester inertes que dans la couche ganglionnaire puisqu'il n'y a pas à côté d'eux d'éléments nerveux. Les cylindres-axes des cellules ganglionnaires qui seuls pourraient les influencer doivent être à ce moment dans un assez mauvais état.

7. Les vaisseaux de la rétine. — Les cellules endothéliales, les cellules musculaires ou conjonctives des vaisseaux rétiniens survivent en culture comme dans les autres organes et y subissent une dédifférenciation analogue à celle que j'ai déjà indiquée dans une précédente note. Ces cellules d'origine vasculaire sont en général assez facilement reconnaissables à leur disposition en traînée, surtout aux endroits où les vaisseaux sont rares. Dans les couches les plus internes, les cellules d'origine vasculaire sont assez abondantes pour gêner quelquefois dans l'étude des autres éléments. Il n'en est pas de même dans la couche granuleuse moyenne par exemple, où les vaisseaux sont rares et où il faut même chercher pour en trouver çà et là quelques vestiges. Les cellules d'origine vasculaire survivent et se mitosent ici comme ailleurs (fig. 23).



Fig. 23. *Mitoses dans les éléments d'origine vasculaire* (N° 291) encore disposés en traînées bien visibles.

Résumé et interprétation

En résumé, dans les cultures de rétine, on observe une *dégénérescence des éléments nerveux et sensoriels variable seulement de mode et de rapidité* : pycnose rapide pour les bâtonnets, les cellules bipolaires (où la rapidité varie cependant), pour les cellules horizontales et amacrines. Elle est généralement plus lente pour les cônes et les cellules ganglionnaires.

Les différences entre cônes et bâtonnets s'expliquent bien par leur degré de différenciation plus ou moins élevé, la différence entre les diverses cellules bipolaires s'explique sans doute par leurs connexions différentes.

La dégénérescence de tous ces éléments peut d'ailleurs être plus ou moins tardive, elle est toujours assez brutale : pycnose, chromatolyse, etc.

Il n'en est pas de même des cellules ganglionnaires qui peuvent subir depuis le début une véritable involution progressive et lente qu'on doit interpréter comme une survie dans des conditions précaires sans doute, mais qui ne tuent cependant pas cette cellule aussi brusquement que les autres. Cela ne s'explique pas par les connexions des éléments et c'est même paradoxal. Les cellules bipolaires n'ont été altérées en rien par l'extirpation de la rétine, on ne leur a coupé aucun prolongement, elles dégénèrent cependant. Au contraire, les cellules ganglionnaires ont eu leur cylindre-axe sectionné, elles ont été blessées, malgré cela elles survivent. C'est donc dans leur structure, dans leur nature même qu'il faudrait chercher les raisons de leur persistance ; ce sont évidemment des cellules à grand cytoplasme chromatique (somatochromes de Nissl) tandis que les autres éléments rétiniens sont plutôt karyochromes. Cette différence a sans doute un rôle, mais ce ne peut être la seule influence, ainsi qu'il ressort de l'étude de la culture d'autres organes nerveux. La question doit être laissée en suspens et le fait seul retenu.

Au contraire des éléments nerveux les *éléments névrogliques survivent et cultivent*, et c'est là le fait capital. Il n'est pas superflu de remarquer que leur multiplication est assez tardive par rapport à ce qu'on observe dans les autres tissus. (troisième et quatrième jour) *Elle ne semble se produire que lorsque tous les éléments nerveux adjacents sont morts*, cela est encore un exemple de l'influence réciproque de tissus antagonistes sur laquelle j'ai insisté déjà.

La multiplication des éléments de la névroglie s'accompagne comme dans le muscle par exemple de la libération de cellules indifférentes qui abandonnent ou résorbent la partie différenciée de l'élément : il y a dédifférenciation. Cette dédifférenciation est nette aussi pour la névroglie des couches internes qu'on n'arrive bientôt plus à distinguer du tissu d'origine conjonctivo-vasculaire. Je tiens à noter aussi un fait que je crois important : c'est que *les éléments dédifférenciés deviennent capables de phagocytose.*

Paris, mars 1914.

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
Tome 55, p. 19 à 45.
30 Juin 1915

STRUCTURE DES TENDONS DIGITAUX DES MUSCLES LONGS FLÉCHISSEURS CHEZ L'HOMME ET LES MAMMIFÈRES

PAR

F. DE FÉNIS

Médecin aide-major, Ambulance 4-70

TABLE DES MATIÈRES

I. — Introduction.

D'après Cruveilhier (7) [1], les tendons digitaux des muscles longs fléchisseurs de la main chez l'*homme* portent, à leur extrémité, les traces d'une division longitudinale qui n'est qu'apparente. Pour Poirier (15), les fibres de ces mêmes tendons sont fasciculées, et, de plus, tendent à converger vers un sillon médian au voisinage de leur insertion distale. D'après Humphry (12), chez une chauve-souris, le *Pteropus Edwardsii*, les tendons digitaux des longs fléchisseurs du pied portent sur toute leur longueur la trace d'une division en deux moitiés symétriques.

Les auteurs ne semblent pas avoir poussé plus loin leurs investigations sur la structure de ces tendons. Il nous a paru intéressant de le faire.

[1] Voir l'index bibliographique.

II. — Exposé des faits.

Chez l'homme, à la main, si l'on isole les tendons digitaux du Fléchisseur profond et si l'on sectionne l'un d'eux, par exemple celui du médius, au moment où il se dégage du muscle, on constate que la surface de section (fig. 1, A) est divisée en deux par une ligne transversale qui répond à une cloison fibreuse délimitant deux faisceaux distincts de fibres tendineuses, un faisceau superficiel S, et un faisceau profond P. On pourrait supposer que les fibres de ces faisceaux vont garder leur direction longitudinale tout le long du tendon digital en restant parallèles les unes aux autres ; et s'il en était ainsi, en amorçant la séparation des deux faisceaux par un coup de scalpel donné suivant la cloison fibreuse, et en achevant leur séparation par des tractions destinées à dilacérer les fibres, on obtiendrait deux faisceaux parallèles superposés.

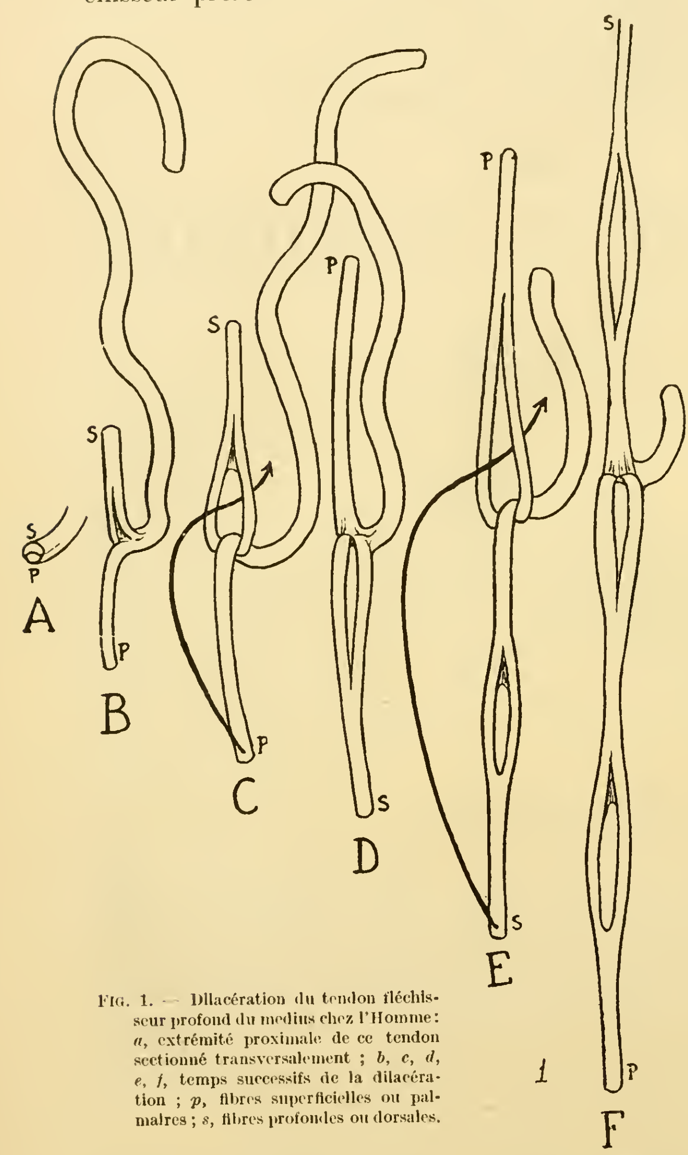


Fig. 1. — Dilacération du tendon fléchisseur profond du medius chez l'Homme : *a*, extrémité proximale de ce tendon sectionné transversalement ; *b*, *c*, *d*, *e*, *f*, temps successifs de la dilacération ; *p*, fibres superficielles ou palmaires ; *s*, fibres profondes ou dorsales.

Le résultat qu'on obtient en opérant cette dilacération est tout

différent. Bientôt, en effet, on voit (en B) le faisceau superficiel S se séparer nettement en deux moitiés latérales qui circonscrivent une boutonnière où le faisceau profond P s'engage de telle sorte que la dilacération devient bientôt impossible par suite de l'enchevêtrement des fibres. Pour pouvoir la continuer, il faut faire passer le faisceau P par la boutonnière du faisceau S, comme l'indique la flèche (en C). Les fibres sont alors momentanément détordues (D), et la dilacération peut continuer encore pendant quelques centimètres jusqu'à ce que le même phénomène se produise à nouveau, mais la boutonnière étant constituée cette fois aux dépens du faisceau profond P. A ce moment, un nouvel enchevêtrement empêche de poursuivre plus avant la dilacération, à moins de faire passer le faisceau superficiel S par la nouvelle boutonnière, comme l'indique la flèche (en E). Dans ces nouvelles conditions (F), la dilacération peut s'effectuer jusqu'au bout distal du tendon.

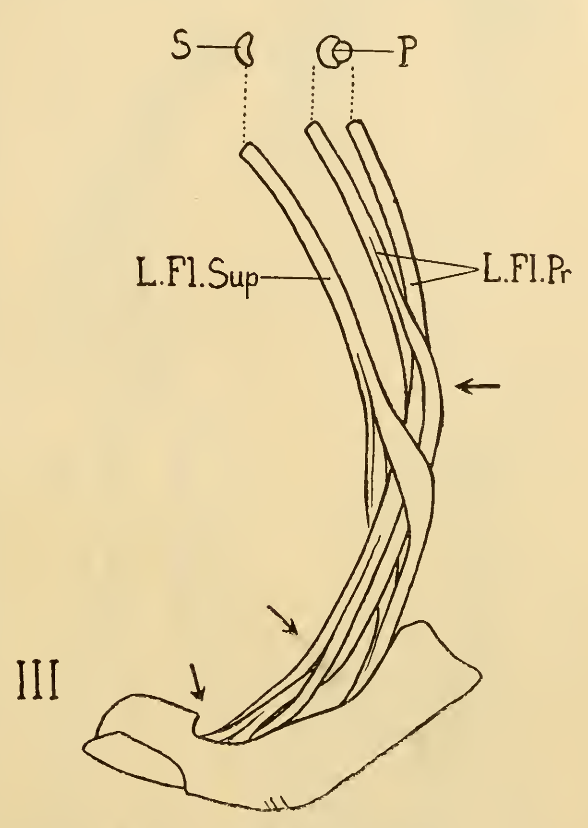
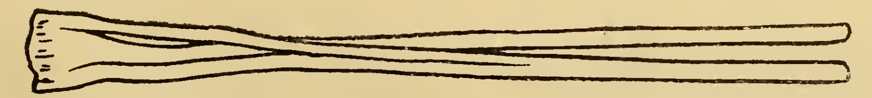


Fig. 2. — Les tendons fléchisseurs du medius chez l'Homme : *l. fl. sup.*, fléchisseur superficiel; *l. fl. pr.*, fléchisseur profond dilacéré et rétabli dans ses rapports. Les flèches indiquent les points de croisement des fibres tendineuses.


Fig. 3. — Disposition des fibres du tendon fléchisseur digital chez l'homme au pouce de la main et aux cinq orteils.

Pour reconstituer ce tendon dans sa forme première, il suffit de

réintroduire les deux bouts dilacérés dans les boutonnières qui leur donnaient respectivement passage, et enfin de replacer le tout dans la boutonnière du Fléchisseur superficiel, et l'on obtient une préparation telle que la fig. 2, qui montre nettement trois croisements successifs des fibres tendineuses au sein du tendon fléchisseur profond, semblables au croisement qui se produit entre le tendon du Fléchisseur profond pris en bloc et le tendon du Fléchisseur superficiel. En résumé, les fibres du tendon profond sont les unes par rapport aux autres et tour à tour perforantes et perforées.

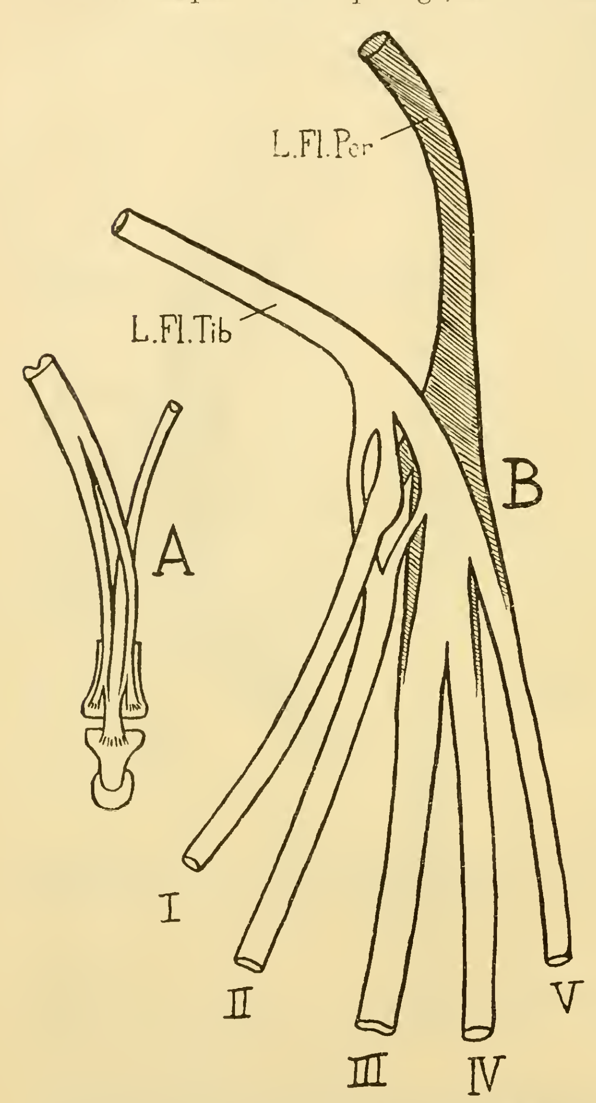


Fig. 4. — Les tendons fléchisseurs du pied chez le *Cynocéphale papion* : *a*, extrémité du tendon digital dilacéré ; *b*, schéma de la distribution des fibres du long fléchisseur tibial *l. fl. tib*, et du long fléchisseur péronier *l. fl. per*, aux cinq orteils.

Remarquons que si nous dilacérons le tendon fléchisseur profond non plus suivant deux parties superficielle et profonde, mais suivant deux moitiés latérales, suivant ce sillon longitudinal marqué tout le long du tendon ou à son extrémité, et dont parlent les auteurs, nous n'obtiendrons qu'une division du tendon en deux moitiés droite et gauche et aucun croisement de fibres n'apparaîtra. Les fibres ne passent donc pas d'un côté à l'autre du tendon, elles ne se croisent que de la profondeur à la surface dans chacune des moitiés latérales

et, à cet égard, le sillon longitudinal ci-dessus mentionné est plus

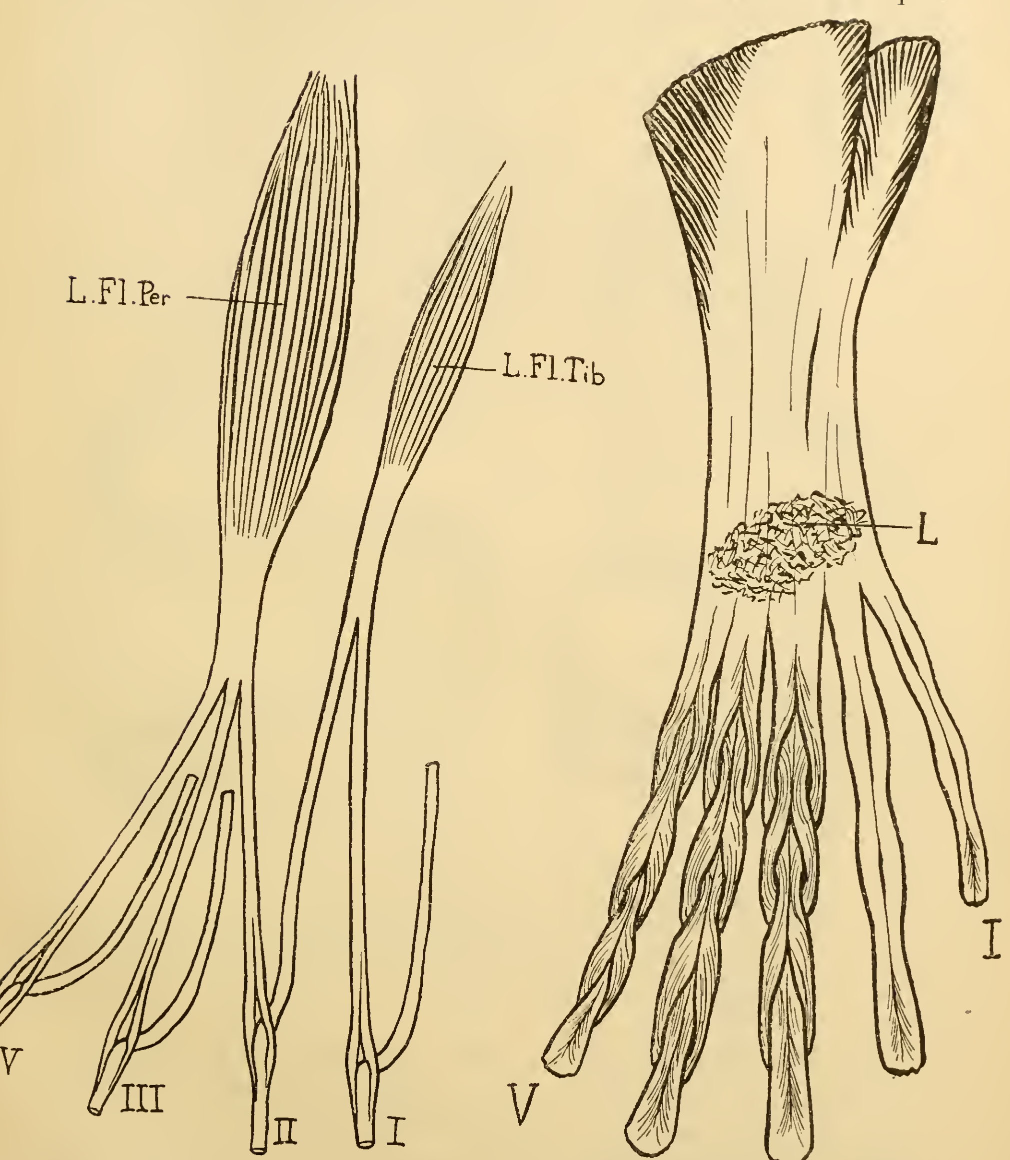


Fig. 5. — Les muscles et les tendons fléchisseurs du pied chez le *Chat de Siam*. Les tendons digitaux ont été dilacérés aux quatre orteils.

Fig. 6. — Les tendons digitaux du Fléchisseur profond de la patte antérieure de l'*Ours des Cocotiers*. Les deux premiers sont intacts, les trois derniers ont été dilacérés : *l*, surface d'insertion des lombricaux et du Fléchisseur superficiel.

qu'une apparence, comme le disait Cruveilhier, c'est la limite entre deux torsades de fibres en sens contraire, accolées.

Telle est, chez l'homme, la structure des tendons fléchisseurs profonds aux quatre derniers doigts de la main. Les fibres du pouce ne présentent qu'un seul croisement, au niveau de l'articulation de la phalangette. Il en est de même au pied pour les cinq orteils (fig. 3).

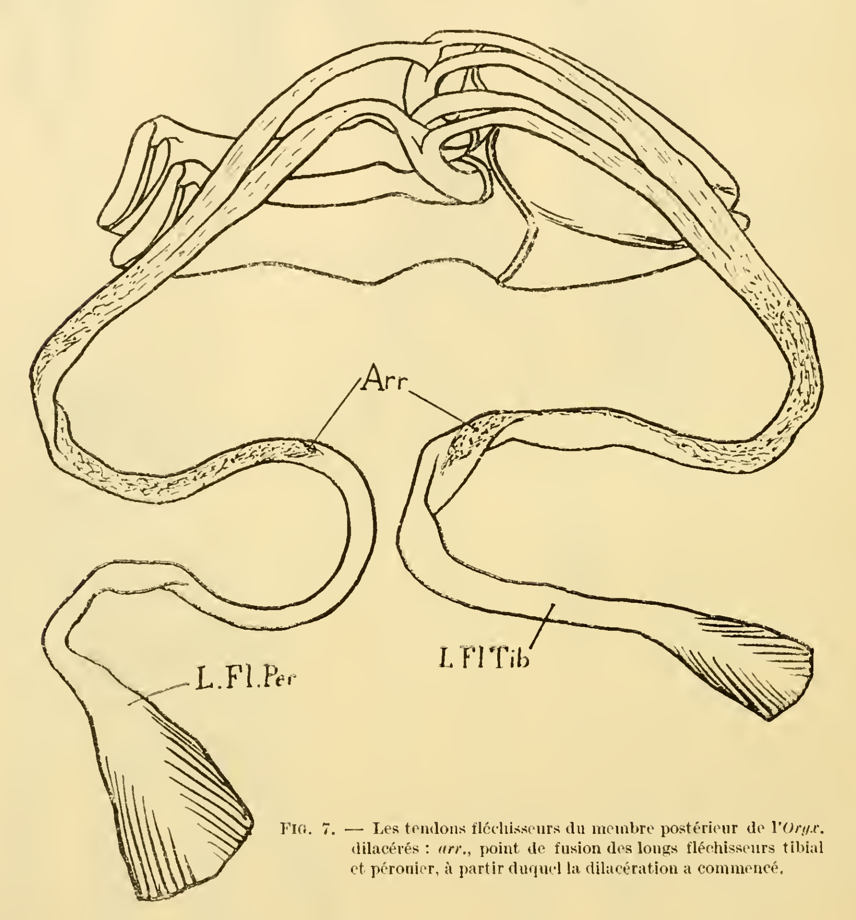


FIG. 7. — Les tendons fléchisseurs du membre postérieur de l'*Oryx*. dilacérés : *arr.*, point de fusion des longs fléchisseurs tibial et péronier, à partir duquel la dilacération a commencé.

Les autres mammifères nous offrent des dispositions analogues.

Chez le *Cynocéphale Papion*, au membre postérieur, les cinq tendons présentent des croisements de fibres comme ceux qui ont été obtenus fig. 4, A, par la dilacération. On voit (B) que chez cet animal, le Fléchisseur péronier contribue à la formation des tendons du premier et des trois derniers orteils, tandis que le Fléchisseur tibial donne des fibres aux cinq orteils.

Chez le *Chat*, au membre postérieur (fig. 5), les fibres des tendons digitaux se croisent une fois seulement et à leur extrémité. Pour obtenir

cette préparation, il a été nécessaire de fendre artificiellement les tendons des 1er, 3e et 4e orteils avant de les dilacérer. Pour le 2e, il a suffi de séparer les faisceaux du Fléchisseur tibial et du Fléchisseur péronier se rendant à cet orteil. Au 2e orteil, en effet, c'est le Fléchisseur tibial qui fournit les fibres perforantes et c'est le Fléchisseur péronier qui fournit les fibres perforées, tandis que les unes et les autres sont fournies par le seul Fléchisseur péronier au 3e et au 4e orteils, et par le seul Fléchisseur tibial au 1er.

Chez l'*Ours des Cocotiers* (*Ursus malayanus*), au contraire, au membre antérieur (fig. 6), il existe trois et même un peu plus de trois croisements des fibres à chaque tendon digital qui se trouve ainsi puissamment tressé dans toute sa hauteur.

Chez les Ongulés artiodactyles, au membre postérieur, les fibres des tendons digitaux restent parallèles sur la plus grande partie de leur trajet et se croisent une seule fois vers leur extrémité distale, au niveau de l'articulation la plus mobile du pied. Nous avons pu examiner, à ce point de vue, au hasard des décès se produisant à la ménagerie du Muséum un *Oryx beatrix* (fig. 7), un *Tragelaphus scriptus*, un *Poephagus grunniens* ou *Yack*. Chez ce dernier (fig. 8 et 9), la division du tendon long fléchisseur de chaque orteil en deux faisceaux est remarquablement nette comme on le

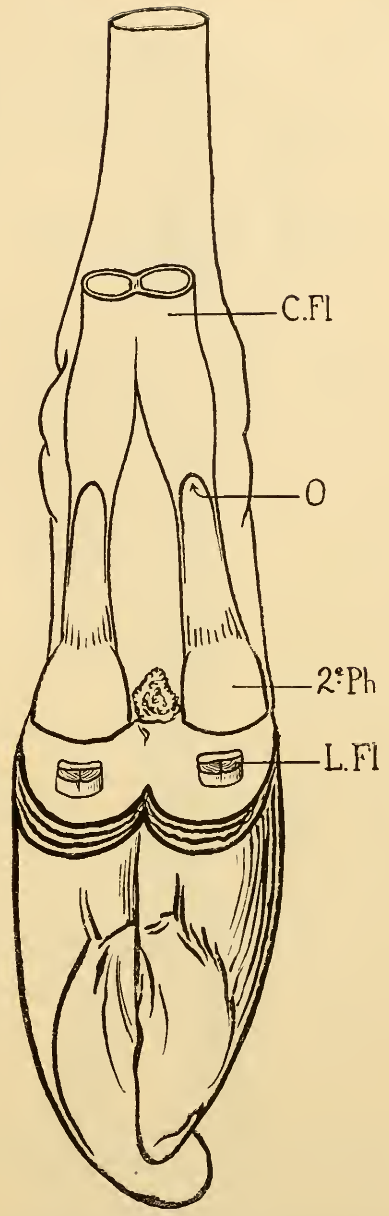


Fig. 8. — Le tendon du court fléchisseur plantaire de la patte postérieure droite du *Yack* : *c. fl.*, tendon du court fléchisseur en forme de double canon de fusil, dans l'intérieur duquel passe le long fléchisseur ; *o*, orifice distal de ce tendon ; 2e *ph.*, deuxième phalange ; *l. fl.*, coupe transversale des tendons du long fléchisseur à 1 cm. de leur insertion distale, montrant du côté profond une surface de section unie, jaunâtre, et du côté superficiel une surface rosée finement striée.

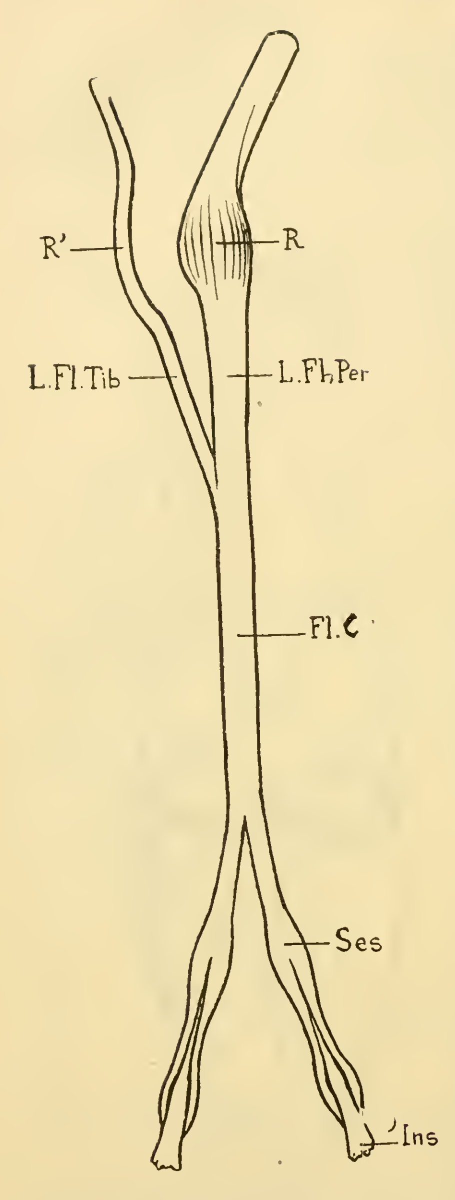


FIG. 9. — Le tendon commun des longs fléchisseurs de la patte postérieure du *Yack* : *r*, point où le tendon *l. fl. per.* du muscle long fléchisseur péronier se réfléchit dans la gouttière calcanéenne ; *r'*, point de réflexion dans la même gouttière du tendon *l. fl. tib.* du muscle long fléchisseur tibial ; *fl. c.*, long fléchisseur commun ; *ses*, point où les tendons digitaux s'aplatissent sur un sesamoïde phalangien ; *ins*, insertion distale des tendons longs fléchisseurs digitaux dilacérés.

voit en L. Fl. (fig. 8), sur une coupe transversale de ces tendons. L'un des faisceaux présente une section lisse et unie, l'autre une section portant des stries obliques disposées comme si les différentes fibres de ce faisceau étaient elles-mêmes ordonnées en lamelles superposées.

A l'occasion d'un autre travail (8), nous avons été amené à disséquer un certain nombre de pieds de chauves-souris, et nous avons pu constater que chez les *Microchiroptères* les fibres des tendons digitaux ne subissent qu'un seul croisement (fig. 10), tandis qu'elles en subissent trois dans les espèces qui, comme les *Roussettes (Pteropus)* se suspendent aux branches des arbres (fig. 11). La structure des tendons digitaux des *Pteropus* est donc exactement semblable à celle des tendons des quatre derniers doigts de la main de l'homme, comme le montre la fig. 11. La fig. 10 représente la dilacération simultanée des cinq tendons digitaux, telle qu'on peut assez facilement la réaliser chez les espèces les plus petites, grâce à ce fait que chez la plupart d'entre elles les fibres perforantes sont fournies par le Fléchisseur péronier et les fibres perforées par le Fléchisseur tibial. Il n'est donc pas nécessaire, comme nous avons dû le faire chez l'homme, de diviser séparément sur sa section transversale chacun des tendons digitaux (La

ligne pointillée indique le point où les deux tendons des muscles fléchisseurs se fusionnent pour constituer les tendons digitaux.)

Chez le Paresseux *Unau (Cholœpus didactylus)*, au membre postérieur

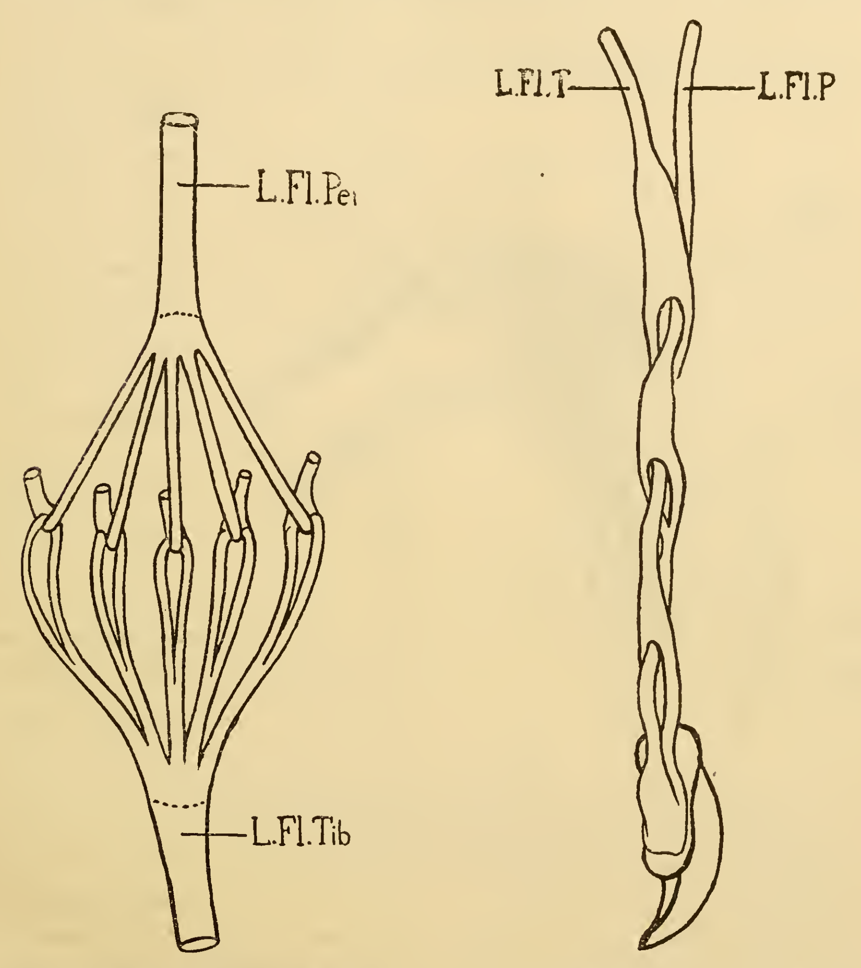


Fig. 10. — Dilacération des tendons digitaux du pied d'une chauve-souris, *le Carollia brevicauda*, type de Microchiroptère. La dilacération à commencé au niveau de la ligne pointillée.

Fig. 11. — Dilacération d'un tendon digital du pied d'une chauve-souris du genre *Pteropus*, type de Megachiroptère : *l. fl. tib.*, fibres provenant du long fléchisseur tibial ; *l. fl. per.*, fibres provenant du long fléchisseur péronier.

(fig. 12), les muscles fléchisseurs tibial et péronier confondent leurs tendons très haut à la jambe, et le tendon commun arrive au tarse déjà divisé en trois tendons digitaux qui se rendent à l'extrémité des trois orteils. Ces tendons sont extrêmement volumineux et presque parfaitement cylindriques, avec une rainure longitudinale en leur milieu. Les

fibres qui les composent sont très fortement enroulées dans chaque demi-tendon et reçoivent : 1° au niveau du tarse les 3 faisceaux de renforcement qui proviennent de l'Accessoire du long fléchisseur ou Chair carrée de Sylvius ; 2° au niveau du métatarse les 3 faisceaux provenant de la division du tendon du Jambier antérieur. Tous ces tendons, en apparence simples (fig. 12), sont en réalité perforés par rapport au tendon du long fléchisseur correspondant, c'est-à-dire, qu'ils l'abordent à la fois en dedans et en dehors par deux languettes tendineuses rendues visibles seulement par la dilacération (fig. 13).

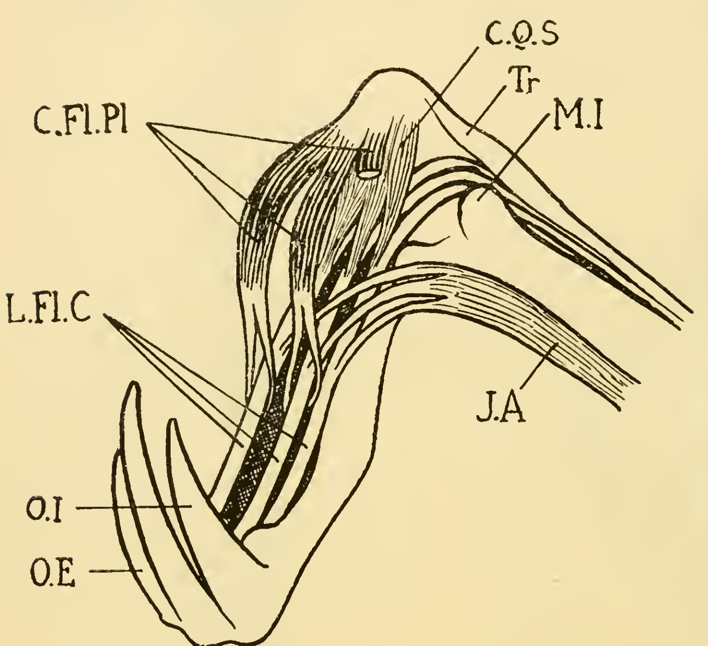


Fig. 12. — Les muscles fléchisseurs du pied d'un Paresseux Unau, *Cholœpus didactylus* : *m. i*, malléole interne ; *tr*, triceps sural ; *c. q. s*, accessoire du long fléchisseur ; *c. fl. pl*, les trois faisceaux du court fléchisseur plantaire ; *l. fl. c*, les trois tendons du long fléchisseur commun, tibial et péronier réunis ; *j. a*, jambier antérieur ; *o. i*, orteil interne ; *o. e*, orteil externe.

Si l'on considère qu'avant d'avoir reçu ces deux faisceaux de renforcement, chaque tendon fléchisseur digital était déjà formé dans chacune de ses moitiés de deux faisceaux de fibres provenant des fléchisseurs tibial et péronier, on voit qu'à sa partie inférieure chaque « corde fléchisseuse » se montre constituée dans chacune de ses moitiés par 4 torons et dans son ensemble par 8 parties que l'on peut rendre distinctes et suivre jusqu'à la phalangette en les dilacérant avec précaution.

Humphry (11) dit seulement, au sujet de ces muscles, que l'Accessoire rejoint les tendons fléchisseurs et se confond avec eux ; que le Jambier antérieur, formé à la jambe de trois chefs distincts qui se réunissent sur un seul tendon, se redivise au pied en 3 faisceaux pour rejoindre les 3 tendons fléchisseurs des orteils. Il ne cherche point comment ces tendons

se terminent exactement à leur extrémité inférieure. D'après nos dissections, on peut dire : Les fibres tendineuses des faisceaux du Jambier antérieur et de l'Accessoire s'insèrent à la phalangette après s'être enroulées autour de celles des tendons fléchisseurs digitaux.

On voit par ce qui précède que, sur tous les tendons fléchisseurs que nous avons disséqués et à quelque ordre de Mammifères qu'ils appartiennent : Primates, Carnivores, Ongulés, Insectivores, Edentés, nous avons toujours trouvé les fibres de ces tendons plus ou moins croisées selon le mode qui a été défini plus haut.

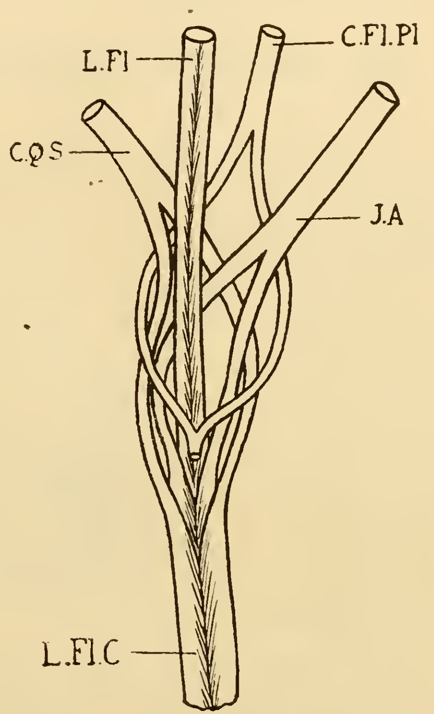


Fig. 13. — Les tendons de l'orteil médian, qui contribuent à la flexion de cet orteil chez l'*Unau* : *l. fl*, le tendon du muscle long fléchisseur commun ; *l. fl. c*, le tendon du long fléchisseur commun renforcé par les fibres provenant de l'Accessoire *c. q. s* et du jambier antérieur *j. a.* ; *c. fl. pl*, court fléchisseur plantaire.

Par contre, des tendons autres que des tendons de fléchisseurs, par exemple des tendons de Jambiers antérieurs et postérieurs, des tendons de Triceps sural ont toujours paru avoir leurs fibres parallèles d'un bout à l'autre. Pour ce qui est de ce dernier muscle, Alezais (1) signale chez certains Mammifères une torsion du tendon d'Achille rappelant celle qui existe chez les rongeurs et qui est due au passage du Plantaire grêle de la face profonde du Triceps à la face superficielle du Calcaneum. Mais il reconnaît lui-même que c'est là une disposition absolument sans rapport avec la mécanique musculaire et par conséquent différente de celle que nous trouvons dans les tendons fléchisseurs.

Les fibres des tendons autres que de fléchisseurs restent même parallèles dans les cas où ces tendons suivent un trajet qui les oblige à se réfléchir sur une saillie osseuse, comme le long Péronier latéral par exemple.

Il y a plus. Les tendons des fléchisseurs longs eux-mêmes, au membre inférieur, se coudent pour passer de la jambe au pied en glissant dans la

gouttière calcanéenne. Cependant, à ce niveau (fig. 9, R et R'), leurs fibres restent parallèles.

Il paraît donc bien que la réflexion d'un tendon glissant sur un os ne suffit pas à provoquer le croisement de ses fibres, mais que la flexion proprement dite est nécessaire.

III. — Interprétation des faits au point de vue de l'anatomie comparée.

On sait que chez les Insectivores, les tendons longs Fléchisseurs tibial et péronier se divisent le plus souvent chacun en 5 digitations qui se distribuent aux 5 orteils. C'est là une disposition primitive. Nous avons vu que chez un certain nombre de chauves-souris, qui se rattachent étroitement aux Insectivores, et notamment chez les *Microchiroptères*, il existe à la jambe deux muscles longs fléchisseurs dont les tendons se divisent ainsi chacun en cinq digitations. Ces digitations se fusionnent deux à deux pour former cinq tendons digitaux qui sont donc constitués par des fibres émanées des deux fléchisseurs à la fois (fig. 10). Dans un pareil cas, comme les fibres d'origine péronière deviennent perforantes et que les fibres d'origine tibiale sont perforées, la disposition rappelle assez exactement les rapports existant entre le Fléchisseur profond et le Fléchisseur superficiel du membre antérieur des Mammifères en général.

On pourrait donc penser que ce fait vient à l'appui de certaines théories qui considèrent le Fléchisseur tibial et le Fléchisseur péronier comme les homologues respectifs des Fléchisseurs perforé et perforant du membre antérieur. Von Bardeleben (5) et Stieda (16) admettent en effet les homologies suivantes :

	MEMBRE ANTÉRIEUR	MEMBRE POSTÉRIEUR
1er PLAN...	Grand palmaire (ou long Fléchisseur superficiel des doigts).	Plantaire long.
2e PLAN...	Fléchisseur superficiel ou radial, (Fléchisseur perforé).	Long Fléchisseur tibial.
3e PLAN...	Fléchisseur profond ou cubital. (Fléchisseur perforant).	Long Fléchisseur de l'hallux ou Fléchisseur péronier.

Malgré l'apparence, il n'y a rien, dans ce croisement des fibres tendineuses que nous décrivons, qui puisse prêter appui à aucune théorie de ce genre ; car, si l'on sectionne, dans d'autres espèces de Mammifères, un tendon fléchisseur digital provenant d'un seul muscle fléchisseur et qu'on le dilacère, on y trouvera exactement de la même façon que précédemment un faisceau perforant et un faisceau perforé. Nous en avons donné ci-dessus des exemples.

On sait qu'à côté des Insectivores, auxquels nous faisions allusion et dont les Fléchisseurs tibial et péronier ont chacun cinq digitations, il en est d'autres offrant la même disposition que le *Pteropus medius* (fig. 14), chez qui le tendon digital du 5e orteil est fourni exclusivement par le long Fléchisseur péronier.

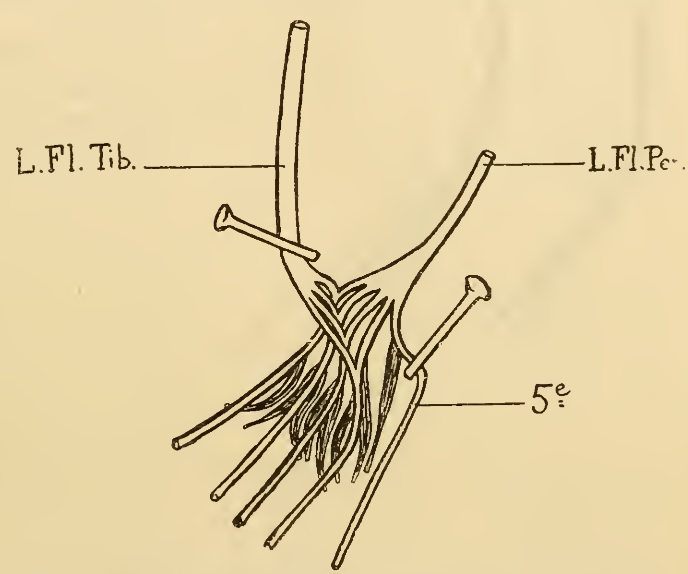


Fig. 14. — Constitution des tendons fléchisseurs digitaux du pied chez le *Pteropus medius* et chez les Roussettes en général.

Chez le *Chat* (fig. 5), nous avons vu que le Fléchisseur tibial se distribue au 1er et au 2e orteil et le Fléchisseur péronier aux 2e, 3e et 4e orteils, de sorte que le 2e orteil est seul à recevoir un tendon digital d'origine double. Par dilacération des autres tendons dont l'origine est unique, on constate l'entrecroisement des fibres au même degré que sur le 2e orteil.

Chez le *Cynocéphale papion* (fig. 4), on trouve une distribution complexe représentant l'un des stades de ce croisement des fléchisseurs, complètement réalisé chez l'homme, par lequel le fléchisseur qui est tibial à la jambe passe au pied du côté péronier et vice versa. Sur le sujet que nous figurons, cette distribution est telle que les fibres du tendon digital de l'hallux sont fournies au centre du tendon par le long Fléchisseur péronier, à sa périphérie par le long Fléchisseur tibial ; celles du tendon

du 2e orteil, uniquement par des fibres tibiales mais ouvertes en une sorte de boutonnière laissant passer les fibres composantes du tendon digital de l'hallux ; enfin, celles des trois derniers orteils sont constituées superficiellement par le Fléchisseur tibial et profondément par le Fléchisseur péronier. Quelle que soit la variété dans le mode de constitution de ces 5 tendons digitaux, leur dilacération laisse voir constamment le même croisement des fibres (A).

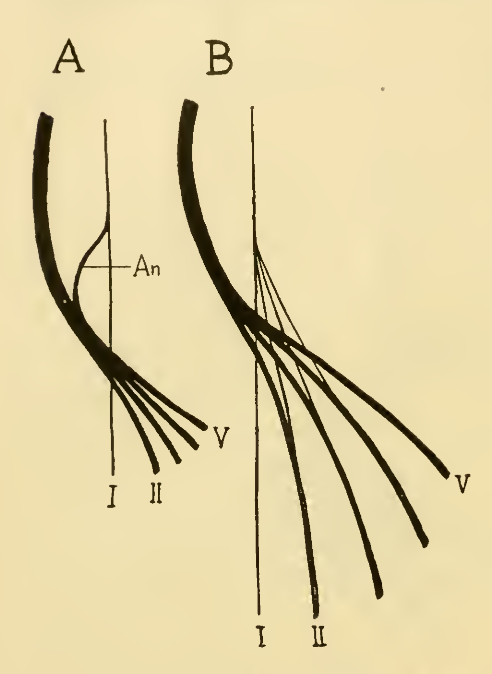


FIG. 15. — Schéma indiquant la constitution des tendons fléchisseurs digitaux du pied chez l'Homme, aux dépens du fléchisseur tibial (en gros trait) et du fléchisseur péronier (en trait fin) : *a*, disposition habituelle ; *b*, une anomalie fréquente.

Chez l'homme (fig. 15, A), le Fléchisseur tibial est commun aux quatre derniers orteils et le Fléchisseur péronier le croise pour se distribuer à l'hallux. Une anastomose entre les deux tendons rappelle la distribution du Fléchisseur péronier chez beaucoup d'espèces animales, disposition qui se rencontre d'ailleurs chez l'homme lui-même assez fréquemment à titre d'anomalie (B). Dans l'un et l'autre cas, les tendons présentent un croisement semblable de leurs fibres.

Nous devons donc renoncer à considérer ces croisements de fibres comme un argument en faveur d'une théorie quelconque relative à l'homologie des muscles fléchisseurs.

Au point de vue du nombre de croisements que présentent les fibres des tendons fléchisseurs et de leur localisation dans le tendon, les exemples précédents permettent de donner quelques indications.

Le nombre des croisements semble, en effet, corrélatif du degré de la flexion et ces croisements existent au niveau des articulations qui possèdent des mouvements de flexion étendus. Ils manquent au contraire au niveau des articulations peu mobiles ou le long des articles très allongés.

Les *Microchiroptères*, comparés aux *Megachiroptères*, en fournissent un bon exemple. On sait (8, p. 197) qu'au repos les premiers se tiennent suspendus par les pieds aux parois des carrières ou aux solives des clochers ou des granges abandonnées. Dans cette attitude, la 1re phalange est en extension sur le métatarsien, la 2e phalange peu ou pas fléchie sur la 1re, et la 3e très fortement fléchie au contraire sur la 2e. A une seule phalange fléchie correspond une seule boutonnière formée par la portion tibiale du tendon (fig. 10). Les *Megachiroptères* se suspendent dans les arbres, et, à l'opposé des précédents, fléchissent également leurs deux articulations phalangiennes pour embrasser la surface arrondie des branches. A deux phalanges fléchies correspondent deux boutonnières successives, la 1re formée généralement par la portion tibiale du tendon, la 2e par sa portion péronière. Une 3e existe même souvent, répondant à la flexion de l'articulation métatarso-phalangienne. On peut constater cette triple boutonnière notamment chez les *Pteropus* (fig. 11).

Chez les Ongulés artiodactyles que nous avons passés en revue, on peut également constater que les croisements de fibres existent seulement au niveau des articulations où la flexion est active. Aussi les fibres ne se croisent-elles qu'à une petite distance du sabot, quoique la fusion des tendons commence beaucoup plus haut (voy. fig. 7, 8 et 9).

Mais c'est l'homme qui fournit à cet égard les exemples les plus démonstratifs. Au pied, la flexion des orteils est faible ; aussi le tendon long fléchisseur ne fournit-il qu'une seule boutonnière au niveau de la phalangine de chaque orteil (fig. 3). A la main où, au contraire, la flexion des doigts est considérable, nous allons constater un croisement beaucoup plus complexe. Mais là encore il y a des degrés. Le pouce se fléchit moins que les autres doigts, aussi les fibres de son tendon ne forment-elles encore qu'une seule boutonnière, plus complète néanmoins qu'aux orteils. Aux quatre autres doigts les fibres du tendon fléchisseur profond forment de 2 à 3 boutonnières ; ce nombre correspond à celui des articulations au niveau desquelles s'exerce une flexion étendue.

D'une manière générale, on peut dire que les espèces arboricoles ont des tendons fléchisseurs à fibres très croisées. Nous avons déjà constaté 3 croisements chez les *Pteropus* qui sont des chauves-souris arboricoles.

L'*Ours des Cocotiers* qui est également un arboricole présente au membre antérieur des tendons très croisés. Chez cet animal, le Fléchisseur superficiel et le Fléchisseur profond confondent leurs fibres musculaires et tendineuses jusqu'au carpe. Au-dessous du ligament annulaire antérieur

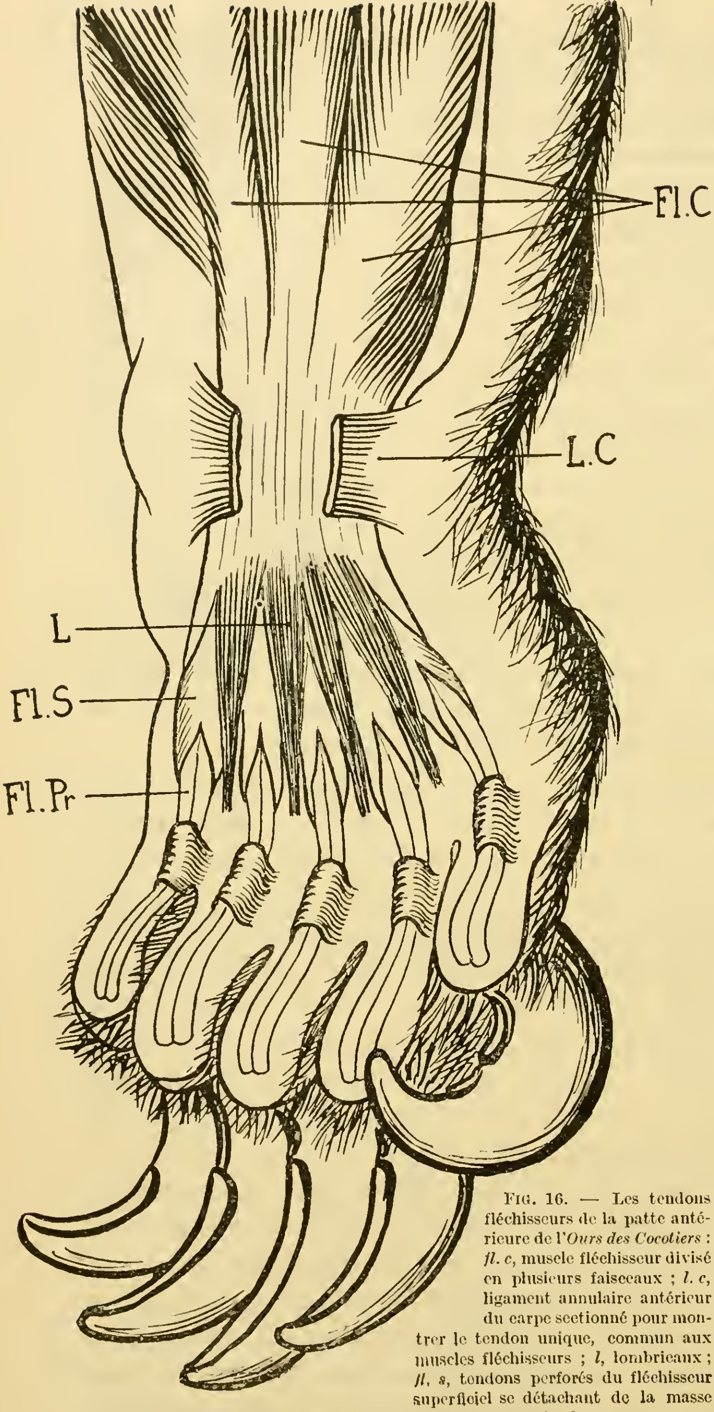


Fig. 16. — Les tendons fléchisseurs de la patte antérieure de l'*Ours des Cocotiers* : *fl. c*, muscle fléchisseur divisé en plusieurs faisceaux ; *l. c*, ligament annulaire antérieur du carpe sectionné pour montrer le tendon unique, commun aux muscles fléchisseurs ; *l*, lombricaux ; *fl. s*, tendons perforés du fléchisseur superficiel se détachant de la masse tendineuse commune ; *fl. pr.*, tendons fléchisseurs profonds.

(L. C, fig. 16), la masse indivise du Fléchisseur perforé et des Lombricaux se sépare, sous forme d'une mince lame musculo-tendineuse, du tendon commun des fléchisseurs perforants qui est extrêmement épais (fig. 6). On voit bien que tout l'effort de la flexion passe par ce puissant fléchisseur de la dernière phalange, dont dépendent les griffes. Aussi les fibres de ces tendons subissent trois croisements, presque quatre, et chaque tendon digital, très fort et très volumineux, porte sur le milieu de sa face palmaire un sillon longitudinal profond qui le divise sur toute sa hauteur. Nous avons indiqué déjà à propos de l'homme la signification de ce sillon.

S'il est vrai que le tressage des ten-

dons fléchisseurs doit être d'autant plus accentué que la flexion et l'arboricolisme sont plus développés, il est évident que les *Paresseux* doivent nous offrir cette disposition au degré le plus élevé possible. On sait en effet que ces Edentés passent leur vie entière dans les arbres en attitude suspendue et que les extrémités de leurs quatre membres sont beaucoup plus profondément modifiées dans le sens de cette attitude que celles des autres arboricoles. C'est bien ce que nous avons constaté chez l'*Unau* (fig. 12 et 13); ici, non seulement chaque tendon fléchisseur est une véritable corde cylindrique très volumineuse, déjà fortement tressée par elle-même, mais encore l'Accessoire et le Jambier antérieur viennent ajouter à cette corde de nouveaux torons qui la renforcent jusqu'à son extrémité.

Nous pouvons donc admettre que les tendons fléchisseurs ont leurs fibres d'autant plus étroitement croisées que les flexions y sont plus actives, et que ces croisements siègent aux points où s'effectuent ces flexions.

IV. — Signification ontogénique et phylogénique.

Comment ce croisement de fibres tendineuses peut-il se réaliser dans les tissus en formation ?

Pour le comprendre, il faut se représenter le tendon fléchisseur digital au moment du développement embryonnaire où il se clive au sein de la gouttière osteo-fibreuse fournie par chaque phalange.

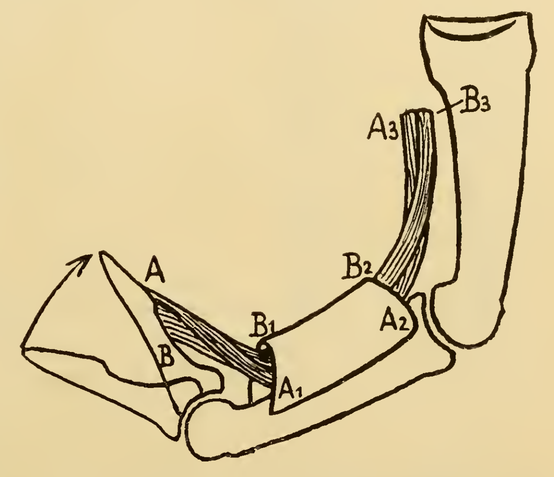


Fig. 17. — Schéma montrant comment peut s'effectuer la torsion des fibres d'un tendon fléchisseur digital dans la gouttière osteo-fibreuse des phalanges : a, a_1, a_2, a_3 et b, b_1, b_2, b_3 sont les deux faisceaux du même tendon.

Considérons d'abord (fig.17) l'insertion du tendon le long de la phalangette. On peut y distinguer des fibres distales A et des fibres proximales B, comme le représente le schéma. Supposons une contraction musculaire tirant sur la phalangette pour la plier, les fibres à insertion proximale B demeureront bientôt seules tendues, car, si elles ont tiré par exemple d'1 mm. leur point d'attache, le point d'attache des fibres distales A sera rapproché de cette longueur multipliée par le bras

de levier AB. Donc les fibres à insertion distale seront relâchées.

Comme les unes et les autres vont être rabattues contre la face palmaire de la phalangine par le tunnel fibreux A_1 B_1 A_2B_2 qui s'y attache, il est évident que les fibres les plus tendues B vont se coller fortement au sommet de la voûte, en B_1 ; tandis que les autres vont être refoulées sur les côtés et à la base de cette voûte, en A_1, contre son plancher osseux. En un mot, les fibres à insertion distale A étaient situées du côté plantaire au niveau de la phalangette ; au niveau de la phalangine, ce sont au contraire les fibres à insertion proximale B qui auront pris cette position.

Si nous imaginons à la suite de la phalangine une phalange munie également de son tunnel fibreux, un raisonnement analogue nous montrera que la flexion sur cet article des articles suivants mettra en tension les fibres A_1 A_2 qui étaient tout à l'heure rejetées à cause de leur relâchement sur les côtés de la voûte fibreuse de la phalangine. Elles viendront à leur tour se tendre contre la voûte du tunnel fibreux en A_3, du côté plantaire par conséquent, tandis que les autres, tendues contre le sommet de la voûte phalanginienne en B_1 B_2, seront, au contraire, relâchées et rejetées dorsalement en B_3 au niveau de la phalange.

En résumé, cette explication montre qu'il doit se produire un croisement des fibres du tendon pour chaque article qui est le siège de mouvements de flexion.

Si nous ne pouvons espérer saisir facilement sur le fait les détails de ce mécanisme dans une fibre de tendon fléchisseur chez un Mammifère en voie de développement, du moins, en nous reportant aux types primitifs de Tétrapodes, pouvons-nous voir s'ébaucher chez eux un croisement tout à fait analogue de ces nombreux petits muscles courts des articles digitaux qui sont les homologues des tendons digitaux des longs fléchisseurs des Mammifères. A. Perrin a montré en effet (14) que des Amphibiens aux Reptiles, ces petits muscles disparaissent, et que le type humain se réalise par suppression graduelle de leurs insertions intermédiaires. Ces petits muscles, par leur arrangement, constituent en quelque sorte une esquisse primitive qui peut nous aider à comprendre comment se sont établies progressivement les dispositions plus perfectionnées observées chez les Mammifères.

D'après A. Perrin (13), chez les Urodèles, il existe pour chaque phalange un muscle très court allant d'un article au suivant, simple à ses deux extrémités : c'est le Fléchisseur primitif. Au-dessus de lui s'étend

un autre fléchisseur, tendineux à son origine et remontant jusqu'au tarse.

Chez les Anoures, plus perfectionnés, le Fléchisseur primitif de chaque article devient double à son insertion proximale, tandis que les fléchisseurs tendineux deviennent doubles à leur insertion distale. Il en résulte une figure telle que la fig. 18, I ; et par la disparition des insertions intermédiaires, une figure telle que II, constituée de boutonnières successives.

Si une pareille disposition s'est conservée jusque chez les Mammifères au cours de l'Evolution, il est fort problable que c'est parce qu'elle s'est trouvée être conforme aux conditions de bon fonctionnement mécanique du tendon fléchisseur, conditions que nous allons chercher à préciser maintenant.

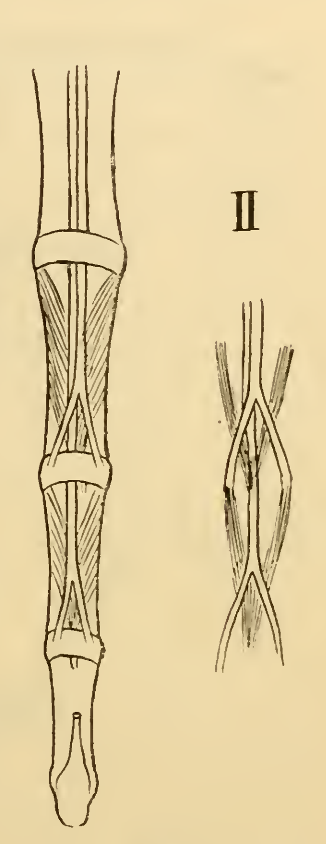


Fig. 18. — Disposition des muscles courts du quatrième orteil à la patte postérieure du *Bufo pantherinus*, d'après A. Perrin.

V. — Interprétation mécanique.

Il semble qu'on peut se rendre compte de la façon suivante du rôle que jouent les croisements de fibres dans la physiologie des tendons fléchisseurs.

Ces tendons, dans leur partie digitale, peuvent être assimilés à des cylindres allongés qui, suivant le degré de la flexion, subissent des courbures de leur grand axe constamment variables. Si les fibres qui constituent ces cylindres à axe courbé étaient parallèles, il se produirait à chaque instant des différences de longueur entre les fibres du côté convexe et celles du côté concave de la courbure ; différences de plus en plus grandes à mesure que s'accentuerait la flexion. Ainsi, toutes les fibres ne seraient jamais également tendues, ce qui diminuerait considérablement la résistance du faisceau. Pour que cette tension soit égale partout, c'est-à-dire pour que les fibres soient toujours toutes d'égale longueur quel que soit le degré de la flexion, il faut que, par un trajet

sinueux, elles passent toutes un même nombre de fois du côté concave le plus court au côté convexe le plus long du cylindre tendineux. C'est par le même mécanisme que les torons d'un câble restent tous également tendus, aussi bien lorsque le câble est déroulé que lorsqu'on l'enroule autour de l'axe étroit d'un treuil.

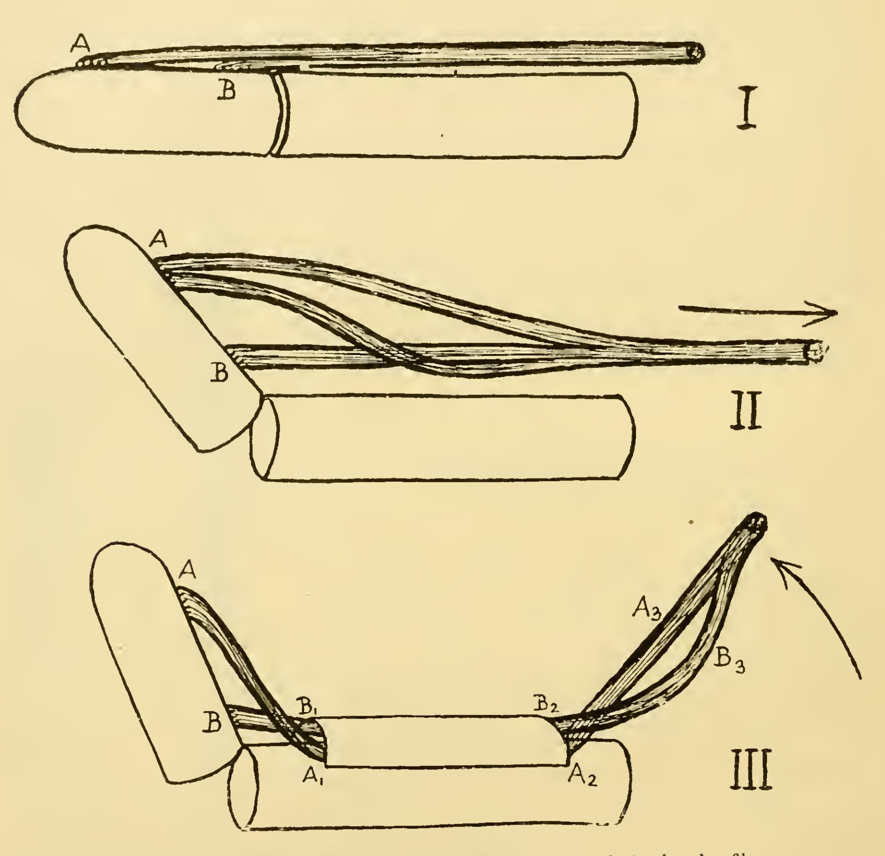


Fig. 19. — Appareil destiné à reproduire artificiellement la torsion des fibres des tendons fléchisseurs.

Il est facile de reproduire expérimentalement ces croisements de fibres dans les conditions qui leur ont donné naissance.

Articulons bout à bout deux courtes baguettes (fig. 19, I). Tout le long A B de l'une d'elles représentant une phalangette, fixons des fils destinés à figurer les fibres tendineuses du tendon fléchisseur digital. En tirant ces fils tous ensemble lorsque l'appareil est en extension, on voit, à mesure que la flexion se prononce (II), les fils dont l'insertion est

proximale rester tendus et les autres, trop longs, s'écarter sur les côtés des premiers.

Rabattons avec la main tous ces fils contre la baguette qui figure la phalangine. Une gouttière B_1 A_1 B_2 A_2 est censée opérer ce rabattement (III). Les fibres tendues B_1 B_2 resteront dans l'axe, les autres A_1 A_2 s'étaleront sur les côtés et de plantaires qu'elles étaient deviendront dorsales par rapport aux autres.

La main restant toujours en place et jouant le rôle de la gaine osteofibreuse des tendons, soulevons l'extrémité libre des fils pincés ensemble, comme le montre la flèche, de façon à simuler la flexion de ces fibres le long d'un 3e article. Nous allons voir se tendre les fils primitivement relâchés A_2 et réciproquement se relâcher les fils primitivement tendus B_2. Ceux-ci formeront boutonnière autour des premiers.

On peut modifier l'expérience de la façon suivante. Dans un ressort à boudin, introduisons des bouts de ficelle parallèles coupés juste de la longueur du ressort. Cet ensemble figure le tendon dans sa gaine. Bouchant avec deux doigts les extrémités du ressort, imprimons-lui des mouvements de flexion, toujours dans le même plan, suivis de redressement (mais non de flexion en sens contraire). On pourra constater au bout de quelques minutes que les bouts de ficelle se sont tordus de façon à former soit une seule torsade soit deux torsades en sens contraire accolées, exactement comme les fibres d'un tendon fléchisseur digital.

VI. — Généralité des faits observés.

Nous avons dit plus haut qu'au membre antérieur le tressage des fibres au sein du tendon fléchisseur profond reproduit la disposition des fibres du tendon profond pris en bloc par rapport à celles du tendon fléchisseur superficiel ou perforé.

On peut se demander si l'explication donnée de la structure de ce tendon profond est applicable également aux rapports si spéciaux qui existent entre ce tendon perforant et le tendon perforé correspondant ; et si l'on peut aller plus loin que A. Perrin (14), qui, pour expliquer les singuliers rapports de ces deux tendons, dit seulement : « On voit « apparaître (chez les Sauriens) un muscle plus superficiel qui n'a pas « d'homologue chez les Batraciens. Par suite de sa position, les tendons « de ce muscle ne peuvent atteindre les segments qu'ils doivent fléchir

« qu'en se divisant en deux branches qui entourent les tendons du « muscle sous-jacent. De là un muscle perforant et un muscle perforé. »

Nous croyons que chaque moitié droite et gauche du tendon fléchisseur profond, dont les fibres sont déjà enroulées comme nous le savons d'ailleurs, doit être considéré comme formant avec la moitié correspondante du tendon du Fléchisseur sublime une corde à teux torons. Cette corde aura été d'abord tressée par les mouvements de flexion dont les phalanges proximales surtout sont le siège chez les Tétrapodes dépourvus de griffes. Mais l'apparition de ces organes, en donnant à l'articulation de la phalangette une importance et une mobilité prépondérantes, aura disloqué les deux torons de cette corde dont l'insertion était à cheval sur l'articulation de la phalangette. Les fibres insérées du côté de la phalangette, plus fortement tiraillées que celles qui étaient insérées du côté de la phalange précédente se seront séparées d'elles par un plan de clivage.

Fig. 20. — Schéma représentant deux cordes *a* et *b* juxtaposées, formées chacune de deux torons a_1, a_2, b_1, b_2. Une pince ayant exercé des tractions sur un seul toron de chaque corde a'_2 et b'_2, les deux autres, a'_1 et b'_1 se sont séparés.

Juxtaposons, en effet, deux cordes (A et B, fig. 20) formées chacune de deux torons A_1 A_2 et B_1 B_2, et soumettons l'un des torons de chaque corde, par exemple A'_2 A_2 et $B_2B'_2$ à une traction énergique. Nous verrons se produire entre les deux torons tiraillés et les deux autres un glissement d'où résultera leur séparation. Rejoignons l'une à l'autre par la pensée les extrémités A'_1 et B'_1 en arrière des deux extrémités A'_2 et B'_2, et nous aurons une figure qui, à partir du point C, représentera exactement les rapports du Fléchisseur perforant et du Fléchisseur perforé.

En nous montrant comment, une fois enroulés l'un autour de l'autre, les deux torons ont glissé l'un sur l'autre dans chaque moitié du tendon, cette

figure nous permettra de comprendre comment les tendons de deux muscles distincts ont pu s'individualiser dans une gouttière tendineuse commune.

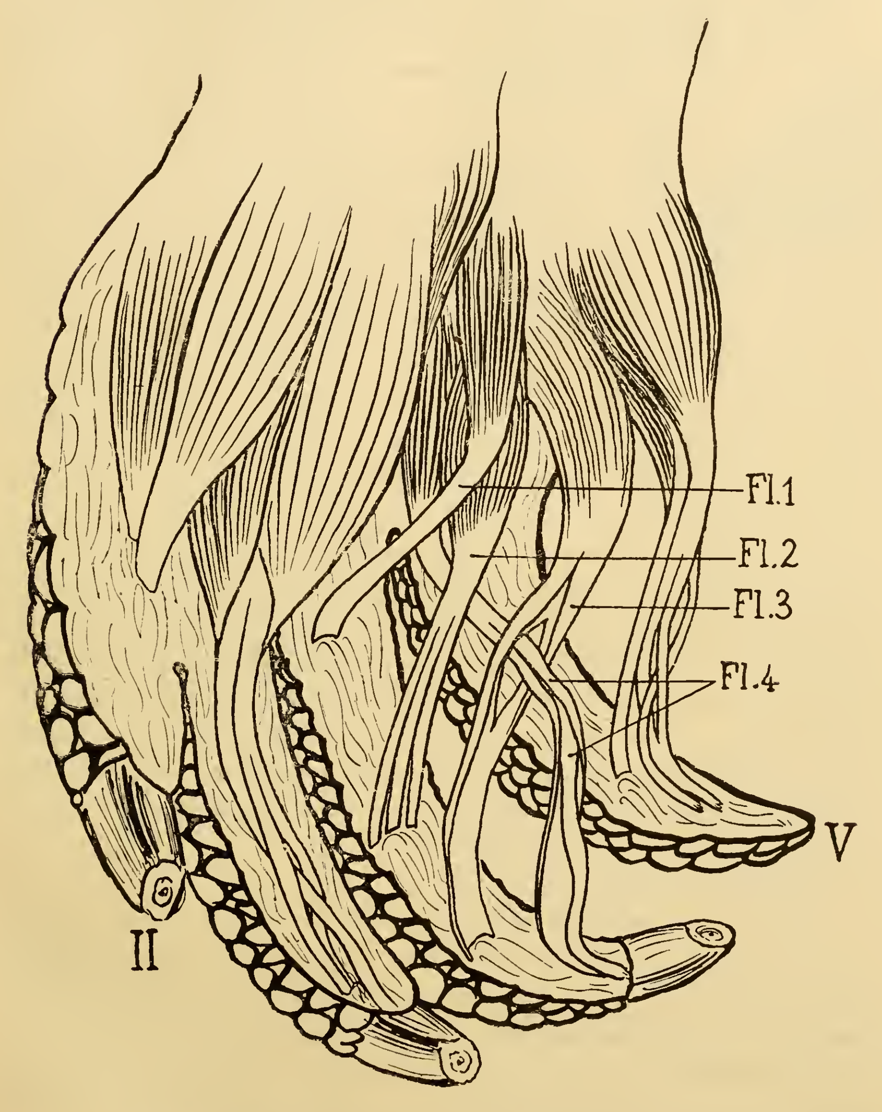


FIG. 21. — Les tendons fléchisseurs de la patte postérieure du *Caïman* : *fl.* 1, *fl* 2, *fl.* 3, *fl.* 4, tendons fléchisseurs des 1re, 2e, 3e et 4e phalanges du quatrième orteil. Ce dernier a été dilacéré.

Bien que les tissus des autres Tétrapodes marcheurs présentent, comparés à ceux des Mammifères, un moindre degré de solidité et de perfection, on peut penser néanmoins que, chez les moins primitifs d'entre

eux, on rencontrera des dispositions analogues à celles que nous avons signalées dans ce travail.

Chez un Reptile crocodilien, le *Caïman trigonatus* (fig. 21), nous avons nettement constaté un croisement des fibres du tendon fléchisseur de la dernière phalange au membre postérieur, quoiqu'à un degré assez faible.

Le pied présente 4 orteils que nous désignerons par les numéros d'ordre 2e, 3e, 4e et 5e. Au quatrième qui est le plus long, le fléchisseur de la 4e phalange est perforant et peut être divisé en deux faisceaux par dilacération de ses fibres. On voit (Fl. 4) qu'ils sont légèrement enroulés l'un autour de l'autre. Ce tendon passe au travers d'une boutonnière que lui forme le tendon fléchisseur de la 3e phalange, lequel est ainsi perforé. Les tendons fléchisseurs de la 2e et de la 1re phalanges sont très plats et rubanés. Au 5e orteil qui est dépourvu de griffe et se termine en pointe effilée, on observe une disposition des tendons assez malaisée à interpréter et qui est la suivante. Le muscle fléchisseur de la 3e phalange est confondu en haut avec celui de la 4e. Il se divise en deux faisceaux dont l'un, le plus volumineux, s'attache à l'avant-dernière phalange, et dont l'autre s'attache à la dernière. Ce dernier passe à travers une sorte de boutonnière assez irrégulière que lui forme le tendon de la dernière phalange. Nous ne pouvons dire, d'après la dissection d'un seul pied, s'il s'agit d'une disposition habituelle ou si le hasard nous a fait tomber sur une anomalie. Mais il suffit que nous ayons constaté chez un Reptile dont les tendons fléchisseurs sont assez volumineux pour être dilacérés, un enroulement de fibres conforme aux descriptions que nous avons données pour les Mammifères.

D'autre part, puisque l'explication que nous proposons (§ V) pour tous ces enroulements ne fait intervenir que la traction et la flexion agissant sur un faisceau de fibres, elle doit nous faire prévoir que de pareils enroulements se rencontrent non seulement dans tout tendon fléchisseur, mais plus généralement encore dans tout faisceau de fibres quelconques tendues, jouissant d'un peu de jeu les unes par rapport aux autres et soumises, dans leur ensemble, à des courbures variables.

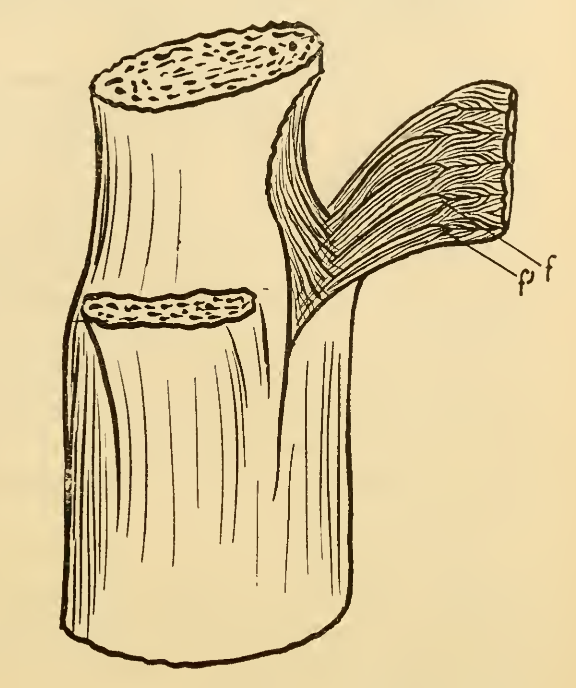
Or, il existe dans le règne végétal bien des fibres qui répondent à ces conditions. Les organes végétatifs des Monocotylédones, par exemple, qui possèdentdes faisceaux libero-ligneux épars dans un tissu médullaire très lâche, présentent souvent au cours de leur croissance des changements

de courbure variables qui mettent ces faisceaux dans le cas de s'entrecroiser suivant le mode décrit ci-dessus.

Considérons les faisceaux libero-ligneux d'un régime de *Bananier* qui mûrit. Ils sont dans un état de flexion qui varie selon le degré de maturité du fruit, en même temps que de nombreux éléments vasculaires nouveaux s'y forment pour assurer les échanges nutritifs d'un fruit à pulpe abondante. Nous devrions trouver dans ces faisceaux de fibres des phénomènes d'enroulement ou de croisement.

En effet, si nous décortiquons le pédoncule d'une main de bananes (fig. 22), nous constatons un enroulement très régulier d'une série de faisceaux de fibres perforées autour d'un faisceau perforant tel que f ou f' grossis en F et en F'.

De même, les torsions que présentent les faisceaux libero-ligneux dans le pétiole de la feuille du *Peuplier tremble* reconnaissent peut-être pour cause les continuelles flexions auxquelles ce pétiole est soumis par le vent, en raison de son aplatissement transversal.



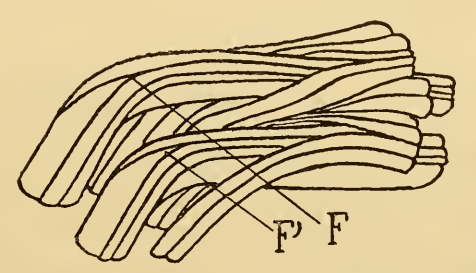


Fig. 22. — Tronçon de la hampe d'un régime de *Bananier* montrant le croisement des fibres ligneuses, au moment où elles s'infléchissent pour pénétrer dans une main de bananes : *ff'*, deux faisceaux de fibres ; *FF'*, les mêmes, grossis.

Nous bornerons là ces exemples destinés seulement à montrer que les enroulements que présente un organe fibreux sous l'influence de flexions variables est un phénomène très général qui peut s'observer chez tous les êtres organisés dans certaines conditions bien définies.

VII. — Conclusion.

En résumé, chaque tendon long fléchisseur offre chez l'homme et les Mammifères la structure de deux cordes juxtaposées dont les fibres seraient tordues en sens contraire.

Ce tressage, qui a pour effet de répartir uniformément l'effort de traction entre toutes les fibres du tendon, n'existe qu'aux points où la flexion a lieu et est d'autant plus accentué que les mouvements de flexion sont plus actifs.

Nous pouvons nous faire une idée de la manière dont ce tressage s'est établi au cours de l'Evolution en considérant la disposition qu'affectent, dans leur ensemble, les petits muscles des segments digités chez les Anoures.

On peut le reproduire expérimentalement en se plaçant dans des conditions analogues à celles dans lesquelles il prend naissance dans la gaine osteo-fibreuse des phalanges.

Ces expériences permettent d'interpréter la disposition des tendons fléchisseurs perforés.

Et les conditions mécaniques auxquelles sont soumises les fibres des tendons fléchisseurs en général expliquent comment leur structure se retrouve chez tous les êtres vivants, animaux ou végétaux, chaque fois qu'un faisceau de fibres quelconques est soumis à la fois à des tractions et à des flexions variables.

Travail du laboratoire d'Anatomie comparée du Museum.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

(1) **1899.** — Alezais. Sur l'enroulement du tendon d'Achille. (*C. R. Soc. de Biologie, 29 juillet, p.* 729.)

(2) **1913.** — Le Fléchisseur superficiel des doigts chez le Chat. (*C. R. Soc. de Biologie,* 8.55, *p.* 556.)

(3) **1907.** — Anthony (R.) Etudes et recherches sur les Edentés tardigrades et gravigrades. (*Arch. de Zool. expérim. et gén.*)

(4) **1912.** — Contribution à l'étude morphologique générale des caractères d'adaptation à la vie arboricole chez les Vertébrés. (*Ann. des Sc. nat. Zool.*)

(5) **1890.** — Von Bardeleben. Bemerkung über die Bezeichnung flexor digitorum tibialis und fibularis. (*Anatom. Anz. V.*)

(6) **1891.** — Ueber Innervierung, Entstehung und Homologie der distalen Gliedmassenmuskeln bei den Säugetieren. (*Verhandl. der anatom. ges., V Versamml., Munchen.*)

(7) Cruveilhier. Traité d'anatomie humaine.

(8) **1914.** — Fénis (de). Contribution à l'étude des caractères d'adaptation à la suspension chez les Chiroptères. (*Arch. de Zool. expérim. et gén. Fasc.* 7, *Juin.*)
(9) **1914.** — Note préliminaire sur la structure des tendons fléchisseurs chez l'homme et les Mammifères. (*Bull. et Mem. de la Soc. d'Anthropol. fasc. II, p.* 91.)
(10) **1904-1911.** — Fick (R.). Anatomie und Mechanik der Gelenke unter Berücksichtigung der bewegenden Muskeln. (*Handbuch der Anatomie des Menschen*, in acht Bänden, Von Bardeleben.)
(11) **1870.** — Humphry. The Myology of the limbs of the Unau, the Aï, the two-toed Anteater and the Pangolin. (*Journal of Anatomy and Physiol. Vol. IV.*)
(12) **1892.** — The Myology of the limbs of the Pteropus Edwardsii. (*Journal of Anatomy and Physiol.* X.)
(13) **1893.** — Perrin (A.). Contribution à l'étude de la myologie comparée du membre postérieur chez un certain nombre de batraciens et de sauriens. (*Bulletin scientifique*, T. XXIV.)
(14) **1897.** — Le muscle perforé de la main, son apparition dans la série animale. (*C. R Acad. des Sciences, vol.* 125, *p.* 129.)
(15) **1913.** — Poirier (P.) Traité d'Anatomie humaine.
(16) **1893.** — Stieda. Ueber die Homologie der Gliedmassen der Säugetiere und des Menschen. (*Biol. Centralblatt*, Band XIII.)

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
T. 55, p. 47 à 59, pl. I.
5 *Juillet 1914*

ÉVOLUTION ET FORMES LARVAIRES
D'UN BRACONIDE
ADELURA GAHANI N. SP.
parasite interne de
La larve d'un PHYTOMYZINÆ (diptère)

PAR

G. DE LA BAUME-PLUVINEL

Le mémoire que publient aujourd'hui les Archives *n'était qu'un essai et ne devait être qu'une promesse. La guerre en a fait la conclusion précipitée d'une carrière scientifique commençante.* Gontran de la Baume-Pluvinel *a été tué, le* 31 *octobre* 1914, *à Hoog, près Ypres, d'un éclat d'obus, reçu à la poitrine.*

C'est avec une profonde tristesse, qu'au lieu des encouragements que je comptais lui adresser, je viens ici saluer sa mémoire. Après avoir terminé ses études de licence, dans lesquelles il avait voulu faire une large place à la Biologie générale, en suivant l'enseignement de la chaire d'Evolution des êtres organisés, il était venu me demander de travailler au laboratoire. Ce n'était pas le souci d'une carrière qui l'y poussait. Pouvant disposer entièrement de son temps, il voulait donner une grande part de sa vie à la recherche désintéressée. L'exemple d'un oncle, astronome distingué, avait dû contribuer à l'orienter vers la Science. J'ai été vivement frappé, à ce moment et depuis, de sa très profonde modestie. Il se défiait de lui-même et semblait s'excuser d'oser s'attaquer à la recherche originale.

Au moment où la mobilisation l'a enlevé au laboratoire, il achevait de sortir de la période ingrate des tâtonnements initiaux ; il était en possession

d'un sujet de travail, pour lequel il avait recueilli déjà des matériaux importants et qu'il avait peu à peu délimité lui-même. Je ne doute pas qu'il eût, à brève échéance, mené à bien une thèse de doctorat sur le développement et la biologie des Hyménoptères parasites. Elle eût été, certainement, une contribution intéressante et substantielle à la connaissance de ces êtres. Parmi les formes qu'il avait déjà étudiées, il avait pu en suivre une assez complètement ; en en faisant l'histoire dans les pages qui suivent, il s'était essayé à tirer les conclusions que comporte une série d'observations.

G. de la BAUME-PLUVINEL *me laisse personnellement le souvenir d'une grande sincérité, d'une parfaite courtoisie, et, aussi, celui d'un observateur soigneux. C'est également le souvenir que gardent de lui mes collaborateurs et ses compagnons de travail. Dans notre modeste laboratoire de la rue d'Ulm, une salle commune réunit les jeunes travailleurs. Tous ceux qui y sont passés ont senti le profit mutuel qu'assure la confiance dans le travail poursuivi côte à côte. L'un d'entre eux,* D. KEILIN, *qui avait déjà une grande expérience de la biologie des larves d'Insectes, avait particulièrement guidé* de la BAUME; *il a eu une part importante dans son initiation à la recherche* (1). *Il a appris cette mort avec une grande tristesse et il me disait, ces jours derniers, combien* de la BAUME *avait été, avec tous, au laboratoire et en excursion, un compagnon affectueux et apprécié.*



Je ne doute pas que, sans l'effroyable hécatombe qui supprime tant d'existences précieuses dans tous les milieux, G. de la BAUME-PLUVINEL *fût devenu de plus en plus un fervent de la Zoologie et qu'il eût fourni une de ces carrières scientifiques, où l'ambition n'a aucune part, et qui sont fécondes pour nos sciences. Nous avons vu, ces dernières années, s'en achever, à son terme naturel, une que je me plais à évoquer ici, celle du baron* de SAINT-JOSEPH. *J'imagine que notre malheureux ami* de la BAUME *eût aimé en accomplir une semblable. Une mort glorieuse l'a arrêté à ses débuts. Il ne nous laisse que des regrets.*

MAURICE CAULLERY.

(1) G. de la BAUME-PLUVINEL avait précédemment publié, en collaboration avec D. KEILIN, les deux travaux suivants :

Formes larvaires et biologie d'un Cynipide entomophage, *Eucoila Keilini*, KIEFFER. (*Bull. scientif. France et Belgique*, t. XLVII, 1913.)

Sur la destruction épidémique des colonies de Pucerons par un Braconide. *Aphidius avenae* Hal. (*Bull. Soc. entomol. de France*, 1914.)

Un certain nombre de larves internes de Braconides entomophages, ont déjà été décrites ; les unes, par des auteurs anciens, tels que Ratzeburg, Goureau, Reinhard ; d'autres, plus récemment, par Lesne, Kulagin, le capitaine Xambeu, Seurat, Keilin, et Picado.

Seurat, dont l'étude est la plus complète, a examiné les larves de plusieurs Microgastérides, et en particulier celle de l'*Apanteles glomeratus* L. Cette larve, à l'état jeune, est constituée par treize segments, plus la tête, le dernier segment ayant « la forme d'une énorme vésicule ». « On n'aperçoit aucune trace de trachée » ; mais la plupart des organes internes sont visibles par transparence. Ce sont : le tube digestif, les deux tubes de Malpighi, le cœur, le système nerveux, les glandes séricigènes, et les glandes génitales.

La larve plus âgée, dont la vésicule terminale diminue d'importance à mesure que la larve croit, présente un appareil trachéen, caractéristique de la famille des Microgastérides et soigneusement décrit par Seurat.

Le même auteur a examiné les larves des Aphidéïdées, qui, bien que différant des larves précédentes, présentent cependant les mêmes caractères essentiels, mais n'ont pas de vésicule terminale. Microgastérides et Aphidéïdes se filent un cocon avant la nymphose.

Keilin et Picado ont étudié le développement de *Diachasma crawfordi* Keilin et Picado, parasite interne d'*Anastrepha striata* Schin, et ils ont signalé les premiers la courbure particulière de cette larve à l'état jeune. La bouche se trouve être alors dorsale comme pour *Adelura gahani*, qui fait l'objet du présent travail.

Ils ont montré également que, comme pour beaucoup d'autres Hyménoptères entomophages, la larve passe par trois stades successifs, dont la morphologie est très différente.



Biologie. Vers le milieu d'Août, j'ai trouvé, en Suisse, sur les bords du lac de Lucerne, et à une altitude d'environ 900 mètres, des pieds d'Ancolie (*Aquilegia*) dont les feuilles portaient de ces dessins irréguliers, que tracent certaines larves mineuses en creusant leurs galeries. Celles qui habitaient les feuilles en question font partie du groupe des Phytomyzines [1].

1. L'hôte n'a pas pu être déterminé spécifiquement d'une façon complète. Il appartient au genre *Phytomyza* et il est fort possible que ce soit la *Ph. affinis* Meig. Les Hyménoptères parasites sont d'ailleurs peu spécifiques ; la détermination absolue de l'hôte n'a donc pas une importance essentielle.

Arrivées au terme de leur développement, les larves de *Phytomyza* traversent les parois de leurs galeries, se transforment en petites pupes brunes qui pendent verticalement, durant quelque temps, à la face inférieure des feuilles, et finalement tombent à terre, où elles passent l'hiver. Ces Ancolies renfermaient des larves, les unes vivantes et actives, les autres mortes et déjà en parties décomposées ; certaines étaient sucées par une larve d'Hyménoptère attachée à leur surface, d'autres, enfin, étaient déjà à l'état de pupes. Mais presque toutes les *Phytomyza* que j'ai pu examiner (95 0/0 environ), qu'elles aient été vivantes, mortes, ou déjà pupées, contenaient un parasite interne. Son armature céphalique, très accentuée dans les formes jeunes, rend relativement aisée la reconnaissance de ce parasite. Avec un éclairage suffisamment intense et un faible grossissement, on l'aperçoit très bien, par transparence, à travers les parois de son hôte, dans la cavité générale duquel il s'agite avec vivacité. Les larves de *Phytomyza* sont assez résistantes pour continuer à vivre, après qu'on les a eu observées au microscope, dans l'eau physiologique, entre lame et lamelle, et avec une compression raisonnable.

Reportées sur les feuilles d'Ancolie, d'où elles proviennent, elles se remettent bientôt à manger en creusant leur galeries.

Si les larves sont déjà presqu'au terme de leur développement, il suffit de les placer dans un cristallisoir sur du papier buvard, et dans une atmosphère pas trop humide, pour les voir bientôt se transformer en pupes. On peut même, au début de leur évolution, trier, par transparence, celles qui sont parasitées. J'ai pu, ainsi, isoler un certain nombre de larves ou de pupes de *Phytomyza*, dont le parasite, au stade I, était nettement visible et de la forme décrite plus loin ; puis suivre le développement ultérieur de celui-ci, avec la certitude que les formes trouvées successivement provenaient bien de la première observée, à condition que l'hôte ne renfermât qu'une seule espèce de parasite.

Or, après avoir disséqué sous le binoculaire, et dans des conditions où même les œufs d'Hyménoptères échappent difficilement à l'observation, une cinquantaine de larves provenant des pieds d'Ancolie considérés, je n'ai trouvé à leur intérieur que des parasites de la même espèce. De plus, j'ai pu observer directement, sous le microscope, le passage d'une larve du stade I au stade II.

Il semble donc qu'il ne saurait y avoir d'erreur dans l'attribution, au même animal, des diverses formes signalées. Celles-ci sont au nombre de trois, depuis la sortie de l'œuf jusqu'à l'éclosion de l'adulte ; la troi-

sième forme larvaire dure le plus longtemps, car, c'est à cet état que l'animal hiverne pour n'éclore qu'au printemps et recommencer son cycle évolutif.

***

L'*œuf*, extrait du corps de la femelle avant la ponte, est légèrement échancré en forme de rein ; il ne présente pas le prolongement que l'on rencontre chez les œufs de certains Hyménoptères entomophages (Cynipides ou Braconides). Ses dimensions sont de 100×37 μ environ. Je n'ai pas trouvé, dans l'hôte, l'œuf pondu par le parasite. Mais, dans des des espèces voisines, où la forme larvaire est presque identique, l'œuf gonfle après la ponte et l'embryon atteint des dimensions importantes avant de quitter ses membranes ovulaires.

Par contre, j'ai rencontré de nombreuses larves encore très jeunes, et se déplaçant dans la cavité générale de leur hôte, par une série de contractions brusques de tout leur corps. En quelques secondes, elles peuvent passer ainsi d'un bout à l'autre de la larve qui les héberge. En règle générale, il n'y a qu'un seul parasite interne, par hôte ; mais, à plusieurs reprises, j'en ai trouvé deux. Dans ce cas, un seul d'entre eux était vivant ; l'hôte, souvent mort et déjà en voie de décomposition, ne devait pas pouvoir permettre au parasite subsistant de terminer son évolution. J'ai pourtant rencontré une pupe, où deux mues au même stade indiquaient la présence de deux parasites au début de l'évolution, mais qui ne contenait plus qu'une seule larve âgée, l'autre ayant avorté ou ayant été dévorée par sa compagne.

Le parasite jeune est assez fortement incurvé, lorsqu'il se tient au repos, et, comme nous le verrons par la suite, sa face concave est dorsale, et sa face convexe ventrale ; ses dimensions à ce stade, sont d'environ 500×140 μ.

On peut lui reconnaître, à première vue, trois parties différentes : la tête, le corps, la queue.

La *tête* (fig. 4, 5 et 8), aplatie et rectangulaire, est protégée par une forte carapace chitineuse de couleur gris foncé.

Sa face ventrale vraie est constituée par trois plaques soudées seulement par leur bord antérieur : une plaque centrale et deux plaques latérales, auxquelles on peut donner le nom de pleurales. Celles-ci se soudent à la face dorsale creusée en gouttière et sur les bords saillants de laquelle on voit apparaître, à travers des orifices de la carapace, deux

papilles sensitives, une de chaque côté; elles représentent vraisemblablement les antennes.

La partie antérieure de la carapace est échancrée sur la face dorsale. C'est là, aux angles de la bouche, que sont situées deux fortes mandibules chitinisées et constituées à leur base par deux lames qui se soudent pour former le crochet mandibulaire (fig. 6). Ces lames s'encastrent solidement dans l'armature céphalique et pivotent autour de leur extrémité postérieure, articulée dans les plaques pleurales comme un axe dans ses coussinets.

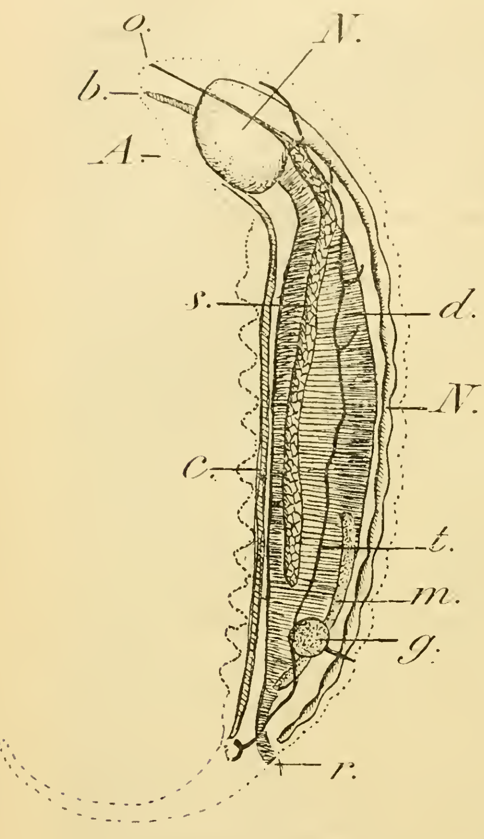


FIG. I. Larve primaire de l'*Adelura Gahani*, vue du côté droit et montrant les dispositions des organes internes ; *N*, système nerveux ; *d*, tube digestif ; *b*, bouche ; *r*, anus ; *s*. glandes salivaires ; *o*, orifice de la glande salivaire ; *m*. tube de Malpighi ; *g*, glande génitale ; *t* tronc trachéen ; *A*, antenne ; *c*, cœur.

Deux faisceaux de muscles puissants, s'insérant, d'une part, sur la face interne des plaques pleurales, d'autre part, à la base des mandibules, font mouvoir celles-ci dans le plan longitudinal. Les uns sont abaisseurs et les autres redresseurs. En avant de la bouche, entre deux grandes papilles sensitives à moitié cachées sous la carapace, et qui représentent sans doute les palpes maxillaires, débouche le canal excréteur des glandes salivaires. On trouve encore, à la surface de la tête, un certain nombre de papilles et de poils sensitifs, visibles sur la figure 8 et qu'il est surtout facile d'observer sur les mues céphaliques.

Le *corps* (fig. 4 et 5) proprement dit, se compose de 12 ou 13 segments, selon que l'on compte la queue comme un segment distinct, ou comme le prolongement du 12e. Il a la forme d'un demi-cylindre, dont les deux arêtes latérales et dorsales seraient marquées chacune par une série de petits appendices portant de longs cils et correspondant aux différents segments de 2 à 11. Le 1er et le 12e segments possèdent chacun des touffes de cils, mais pas d'appendices, ou bien des appendices très réduits. La face qui les porte est concave,

quand l'animal est au repos, et dorsale ; celle qui lui est opposée présente des rangées de poils régulièrement répartis sur chacun des segments. Sur le dernier se trouve l'anus, qui est ventral et marqué par une touffe de longs cils qui l'entoure. Si l'on examine la constitution interne de l'animal à ce stade, on y remarque les organes que l'on rencontre habituellement chez les larves d'Hyménoptères et qui sont visibles par transparence sur le vivant (fig. 1).

Le tube digestif *d*, qui débute par un œsophage étroit, s'élargit rapidement pour former l'intestin moyen, qui occupe presque toute la longueur de la larve ; il n'y a que deux tubes de Malpighi *m*, droits et relativement courts. Quant aux glandes salivaires *s*, au nombre de deux, elles se réunissent en un long canal unique, qui débouche en avant des mandibules, en *o*.

Le système nerveux *N* se trouve situé le long de la face convexe du corps, qui, par suite, doit être considérée comme la face ventrale. C'est une chaîne double portant des renflements correspondant à chacun des segments.

Le cœur *c* est situé sur la face concave et dorsale, et on peut le voir battre sur le vivant. On remarque également l'ébauche double de la glande génitale *g*, en communication avec la face ventrale du corps.

Bien que la respiration de la larve jeune doive s'effectuer par toute la surface cuticulaire, il existe cependant deux troncs trachéens *t* avec quelques ramifications, surtout dans la région céphalique, et qui communiquent entre eux, par deux commissures, l'une antérieure, et l'autre postérieure. Ce système trachéen ne présente pas de stigmates et normalement il ne contient pas d'air, mais il se remplit peu à peu et devient nettement visible, si on abandonne l'animal un certain temps dans un peu d'eau physiologique bien aérée.

La queue peut être considérée comme un prolongement du dernier segment ; sa surface porte une série de longues soies fines étroitement rapprochées et soudées sur une partie de leur longueur, de manière à former une gaine creuse.

La courbure de cette larve est identique à celle signalée par Keilin et Picado, dans leur travail sur *Diachasma crawfordi* Keilin et Picado, un Braconide parasite d'*Anastrepha striata* Schin. et dont la larve est voisine de celle d'*Adelura*.

En supposant, comme ces auteurs l'ont fait, un accroissement beaucoup plus considérable de la face ventrale que de la face dorsale, pendant

le développement, on explique tout à la fois et la courbure anormale de la larve, et la position des organes céphaliques.

On a déjà signalé, parmi les Hyménoptères entomophages, de nombreuses formes larvaires portant des appendices variés et diversement situés. On les a trouvés dans beaucoup de familles. Chez des Ichneumonides : (*Mesochorus vittator* Zett., *Anomalon circumflexum* Grav., *Limnerium validum*, Cresson) ; des Proctotrypides (*Platygaster Teleas*) ; des Cynipides (*Eucoïla keilini*, Kieff.) ; des Braconides (*Diachasma crawfordi* Keilin et Picado) ; des Chalcidides (*Encyrtus*).

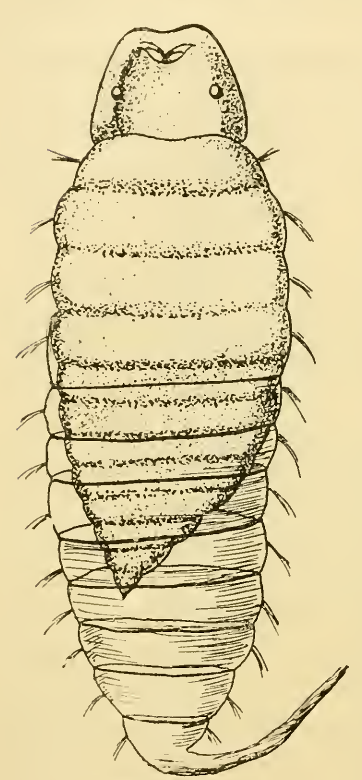


FIG. II. *Adelura Gahani*, larve passant du stade I ou stade II.

Le rôle de ces appendices a été souvent discuté. Certains d'entre eux sont assimilables à des pattes (*Platygaster*, *Eucoila*) ; d'autres, ne sauraient être homologués à des organes connus. On leur attribue un rôle tantôt locomoteur, tantôt respiratoire, et tantôt sensitif. Sans doute, remplissent-ils chacune de ces fonctions dans des cas particuliers ; et, pour la larve d'*Adelura*, il semble bien que la queue soit un organe essentiellement locomoteur. Cette larve étant très active au début de son évolution, il est certain que les mouvements de son appendice caudal facilitent beaucoup ses déplacements à l'intérieur de l'hôte qui l'héberge ; par contre, il est probable que les appendices dorsaux et les soies qu'ils portent jouent surtout un rôle respiratoire.

Étant encore à ce *stade I*, la larve grossit, son corps s'arrondit, change un peu de forme ; la queue et la carapace céphalique prennent une moindre importance relative, les appendices des segments s'effacent plus ou moins (fig. 3), et la disposition des soies à la surface du corps devient moins dense et plus régulière [1].

La larve subit enfin sa première mue et passe au *stade II*, nette-

1. D'après les nombreux croquis ou notes que G. de la BAUME m'a montrés quand il achevait son travail, j'ai pu voir qu'il inclinait à supposer l'existence d'une mue séparant le stade primaire, tel que le représentent les fig. 4-15 de celui représenté par la fig. 3. Il y aurait, si cette interprétation est exacte, 4 stades larvaires séparés par 3 mues. (D. KEILIN.)

ment différent du précédent. J'ai pu observer cette transformation, au microscope, sur une larve placée dans l'eau physiologique entre lame et lamelle (fig. II). Par une série de mouvements plus ou moins brusques, elle commence par se détacher de sa cuticule postérieure, se contracte à l'intérieur de la peau larvaire et dans la région antérieure, puis, sortant par une fente qui se produit à la base de la tête, elle rejette à la fois la carapace céphalique et le reste de sa mue.

La tête ne présente plus de chitinisation spéciale, le corps est glabre et sans appendices (fig. 7) ; la queue se trouve réduite à un très petit prolongement terminal : tel est le stade II, qui est tout à fait transitoire. Le nombre des segments est de 13, plus la tête. Les crochets mandibulaires sont petits, très distants l'un de l'autre, et moins chitinisés qu'au stade I ; on voit nettement sur le vivant se contracter les muscles qui les font mouvoir, ainsi que les muscles pharyngiens qui sont dorsaux. Les papilles de la tête (fig. 2) présentent un développement considérable. On peut, d'après leur position, les homologuer aux antennes et aux palpes labiaux ou maxillaires entre lesquels débouche le canal excréteur des glandes salivaires. Quant aux organes internes, ils sont identiques à ceux du stade I, et disposés de la même façon. Il n'y a pas encore de stigmates aux trachées. La larve grandit rapidement, aux dépens de son hôte, qu'elle finit par dévorer complètement.

La larve, après une nouvelle mue passe au stade III, et dernier. Une de ces larves, telle qu'on peut l'extraire du puparium de l'hôte, présente les principaux caractères habituels aux larves âgées des Hyménoptères. (fig. 1). Elle est blanche, molle, cylindrique, apode et glabre à un faible grossissement, mais couverte en réalité de petits crochets chitineux, visibles à un grossissement plus fort. Le corps, sans appendices, est constitué de 13 segments, plus la tête. Le dernier et le plus postérieur porte l'anus, qui s'ouvre à la surface en forme de fente transversale. La tête (fig. III) aplatie et peu saillante présente une série de renforcements, ayant à peu près la valeur de plis cuticulaires. Ils divisent la surface céphalique en un certain nombre de plages, augmentent sa rigidité et constituent les cavités d'articulation des mandibules.

Celles-ci, relativement peu volumineuses, sont triangulaires et mues par des muscles insérés sur les baguettes chitineuses qui constituent l'armature de la tête.

Les pièces buccales habituelles : les deux lèvres et les maxilles existent comme de coutume. De nombreux organes sensitifs sont répartis à la

surface de la tête. Ils se présentent sous la forme de poils et de papilles circulaires, parmi lesquelles on peut reconnaître celles qui correspondent aux palpes. Une double tache jaune, allongée et fortement chitinisée, située au-dessous de la bouche, marque le point d'aboutissement des canaux salivaires.

L'organisation interne de la larve ne présente rien de particulier.



Fig. III. Tête de la larve d'*Adelvra* au stade IV.

L'estomac, sans communication, au début, avec l'intestin postérieur qui lui est simplement accolé, s'ouvre seulement vers la fin de l'évolution larvaire. La respiration s'effectue à l'aide de deux troncs trachéens, qui courent sous la peau parallèlement au grand axe du corps ; ils émettent des ramifications, les unes dorsales, les autres ventrales, ne communiquant pas avec celles qui proviennent de l'autre côté. Les troncs sont réunis par deux commissures : l'une antérieure et l'autre postérieure.

Le nombre des stigmates est de 9 (fig. 1), situés sur les segments 2 et 4 à 11 inclus. Le troisième segment porte une ramification stigmatique aveugle.

La nymphose qui succède à ce stade, sans que la larve ait filé de cocon, ne dure que quelques jours.

On peut isoler, presqu'à coup sûr, les pupes de *Phytomyza* parasitées de celles qui ne le sont pas, simplement en examinant l'armature buccale de la larve du Diptère. Dans les pupes saines, cette armature occupe sa place normale, dans le plan médian, et les pièces en sont écartées en forme de croix. Dans les pupes parasitées, l'armature est rejetée sur le côté et le dessin des pièces qui la composent est irrégulier et anormal. De plus, la mue céphalique provenant de la larve primaire est généralement visible à travers la paroi du puparium auquel elle reste collée. Les hôtes hivernent à l'état de nymphe, tandis que les parasites restent à l'état de larve pendant la saison froide.

Dans les élevages que j'ai faits, les parasites sont éclos fort longtemps après leurs hôtes. Ce comportement doit être anormal. Il est probable, pourtant, qu'il existe aussi dans la nature d'assez grandes différences entre les dates d'éclosion de l'hôte et du parasite. L'amplitude de ces différences se trouve peut-être exagérée dans le cas présent, par l'influence accélératrice de la température qui se ferait davantage sentir dans le développement des Diptères que dans celui des Hyménoptères.



Imago[1] — Braconide exoctonte de la tribu des Alysiinae : *Adelura* (Fœrster 1862).

Adelura Gahani n. sp.

♀ Tête de la même largeur que le thorax, mandibules aplaties à trois dents testacées ; antennes de 26 articles environ, grêles, filiformes, atteignant plus de une fois et demie et moins de deux fois la longueur du corps ; les premiers articles jaunes, les autres noirâtres, le troisième et le quatrième à peu près de la même longueur. Palpes maxillaires de 6 articles, labiaux de 4, les uns et les autres de couleur jaune. Thorax noir luisant, fossette dorsale du scutellum accentuée et semi-lunaire. Métathorax ruguleux. Ailes hyalines, irisées. Stigma linéaire atténué du côté externe, où il se confond plus ou moins avec la métacarpe. Il n'atteint pas le milieu de la cellule radiale, émettant la nervure radiale de son premier tiers environ. Cellule radiale cultriforme n'atteignant pas tout

1. Je suis heureux de remercier ici M. A. B. Gahan qui a déterminé le parasite de *Phytomyza* et m'a signalé qu'il devait être d'espèce nouvelle. Je suis également très obligé à M. J. C. Crawford qui a bien voulu me faciliter cette détermination.

à fait le bout de l'aile, deuxième abscisse légèrement plus longue que la première nervure transverso-cubitale, troisième abscisse sinueuse, deuxième cellule cubitale légèrement rétrécie du côté externe. Stigma et nervures noirâtres, écaillettes jaunâtres. Cellule médiane des ailes postérieures dépassant le milieu de la cellule costale. Pattes jaune paille, crochets des tarses obscurs. Abdomen oval, brun de poix, plus long que le thorax, élargi à sa base ; le premier segment linéaire, ruguleux, à tubercules médians et saillants, les derniers segments ceinturés de bandes obscures plus ou moins distinctes. Tarière petite, peu visible, longueur 3 mm., envergure 8 mm., mais légèrement variables.

♂ semblable, mêmes dimensions, antennes à peine plus longues, de 27-30 articles, abdomen plus étroit.

HABITAT. — Bords du lac de Lucerne (Suisse). Alt. 900 mètres.

HÔTE. — *Phytomyza* sp. Minant des feuilles d'Ancolie.



CONCLUSIONS — *Adelura Gahani* poursuit toute son évolution depuis l'œuf jusqu'à l'adulte à l'intérieur de son hôte. Il ne file pas de cocon, et se transforme dans le puparium du Diptère.

Comme pour beaucoup d'Hyménoptères entomophages à larve parasite interne, sinon pour tous, cette larve passe par trois stades différents allant d'une forme jeune bien caractéristique et très individualisée à la forme helminthoïde habituelle aux larves âgées d'Hyménoptères.

La larve primaire présente une structure analogue à celle déjà trouvée par KEILIN et PICADO dans *Diachasma* et la courbure particulière à convexité ventrale qu'ils ont signalée. Ce caractère est fréquent, sinon général pour les larves jeunes des Braconides et se retrouve peut-être dans d'autres familles. Car, en examinant les parasites internes des larves de Diptères mineuses, on rencontre souvant des larves de cette sorte, sans qu'on puisse en effectuer l'élevage. On pourra, sans doute, lorsque plus de formes seront connues, établir tous les passages, depuis les larves à bouche ventrale jusqu'à celles dont la bouche est nettement dorsale. Mais, dès à présent, les caractères concordants des larves de *Diachasma* et d'*Adelura* permettront de présumer l'attribution d'autres larves présentant ces caractères à la famille des Braconides.

Chez tous les Hyménoptères entomophages à larves parasites internes, il semble bien que la première forme larvaire soit caractéris-

tique du genre. Elle présente généralement des appendices locomoteurs et respiratoires, possède l'ébauche de tous les organes internes de l'adulte, et des trachées bien constituées, mais vides d'air à l'état normal et sans communication stigmatiques avec l'extérieur. Elle mue, passe par une deuxième forme différant de la première et essentiellement transitoire pour aboutir à la morphologie habituelle des larves âgées d'Hyménoptères parasites. Les parasites hivernent à l'état de larve et traversent une courte période nymphale, qui les mène à l'état adulte.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1845. Goureau. Note pour servir à l'histoire des Insectes qui vivent dans le chardon penché. (*Ann. Soc. Ent. France*, 2e série, t. III, p. 75.)

— — Note sur le *Microgaster globatus* L. (*Ann. Soc. Ent. France*, 2e série, t. III.)

1913. Keilin (D.) et G. de la Baume-Pluvinel. Formes larvaires et biologie d'un Cynipide entomophage *Eucoila Keilini* Kieffer. (*Bull. Scient. France et Belgique*, 7e série, t. XLVII, fascicule 1, p. 87-104.)

1913. Keilin (D.) et Picado (C.). Evolution et formes larvaires du *Diachasma crawfordi*, n. sp., Braconide parasite d'une Mouche des fruits. (*Bull. Sc. France et Belgique*, 7e série, t. XLVII, fascicule 2, p. 203-214.)

1893. Kulagin. Notice pour servir à l'histoire du développement des Hyménoptères parasites. (*Comptes rendus du 2e Congrès international de Zoologie*. Moscou.)

1892. Lesne. Sur un Braconide du genre *Perilitus* Nees. (*Ann. Soc. Ent. France*, t. LXI.)

1844. Ratzeburg. Die Ichneumoniden der Forstinsecten, p. 62.

1865. Rheinhard. *Entomologische Zeitschr.*, Berlin, p. 204.

1899. Seurat (L.-G.). Contributions à l'étude des Hyménoptères entomophages. (*Ann. des Sc. natur.*, Zoologie, 8e série, t. X, p. 1-160.)

1898. Xambeu. Mœurs et métamorphoses du *Cœloïdes initiator* F. (*Naturaliste, Paris.*)

EXPLICATION DE LA PLANCHE I

Fig. 1. Larve âgée au stade III et vue de côté, montrant les stigmates.

Fig. 2. Tête de la larve au stade II, vue de profil : en parcourant cette figure de droite à gauche, on voit successivement une paire de papilles antennaires, la bouche, les mandibules, les palpes maxillaires et enfin les palpes labiaux ; entre ces deux derniers, on voit aboutir le canal de la glande salivaire.

Fig. 3. Larve primaire, prête à passer au stade II.

Fig. 4. Larve primaire, vue du côté droit (la face convexe, supérieure dans la figure, est ventrale).

Fig. 5. La même larve, vue de trois quarts.

Fig. 6. Les crochets mandibulaires de la larve primaire.

Fig. 7. La larve au stade II, vue latéralement.

Fig. 8. Tête de la larve primaire, vue par la face dorsale.

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
Tome 55, p. 61 à 79, pl. II.
26 Août 1915

NOTES DE BIOLOGIE CYTOLOGIQUE

QUELQUES RÉSULTATS DE LA MÉTHODE DES CULTURES DE TISSUS

V. — LA GLANDE THYROÏDE

PAR

CH. CHAMPY

Professeur agrégé à la Faculté de Médecine de Paris.

SOMMAIRE

INTRODUCTION

L'étude de cultures de thyroïde et de parathyroïde a deja été faite par Carrel et Burrows (**1910** et **1911**) qui ont vu se produire, autour des fragments ensemencés, des amas de cellules qu'ils ont interprétés comme représentant de nouvelles vésicules thyroïdiennes. Je ne puis que répéter ici ce que j'ai déjà dit à propos du rein, c'est-à-dire que la technique em-

ployée par les auteurs américains ne leur permettait pas une telle affirmation, et que, dans les expériences que j'ai faites, je n'ai rien retrouvé de semblable.

Les cultures de thyroïde présentent un intérêt particulier qui a fait que j'ai disjoint leur étude de celle des autres tissus glandulaires. D'abord, les éléments de la thyroïde et de la parathyroïde sont cytologiquement moins différenciés que ceux des autres glandes. La substance colloïde accumulée dans les vésicules place le tissu dans des conditions qu'on ne retrouve pas ailleurs. Ensuite, l'étude des greffes de thyroïde et de la régénération de cette glande a été bien faite et pourra servir à des comparaisons intéressantes.

J'ai fait l'étude de thyroïdes de fœtus de lapin et de chien, et celle de thyroïdes de lapin, de chien et de chat adultes.

L'étude de la thyroïde embryonnaire ne présente pas d'intérêt spécial. Contrairement à ce qui s'observe pour le rein, l'évolution de la glande en voie de croissance ne diffère par aucun caractère important de l'évolution de la glande adulte. Les dégénérescences y sont moins nombreuses et la prolifération se produit plus tôt, mais, ce ne sont là que des différences secondaires. Ce sont donc, surtout, les cultures de thyroïde adulte qui retiendront mon attention.

Résorption de la substance colloïde.

Dès le début de la mise en culture commence un phénomène intéressant que j'ai déjà signalé mais qui mérite qu'on y insiste : la résorption de la substance colloïde. Ce phénomène débute d'emblée dans toutes les vésicules. Il s'arrête bientôt dans celles qui sont situées dans le centre asphyxique[1], tandis qu'il continue dans la zone fertile de la culture. Il semble donc lié à l'intégrité des cellules. La résorption est rapidement complète dans les petites vésicules (chez le lapin notamment, où les vésicules colloïdes sont rarement grosses) ; elle commence par la partie de la colloïde qui est en contact avec les cellules ainsi qu'il résulte des images comme la figure I où il ne reste plus qu'un îlot colloïde au centre. Il semble, d'ailleurs, que la résorption ne s'exerce pas également sur les diverses substances qui constituent ce complexe qu'est la matière colloïde,

1. Voir : I. GÉNÉRALITÉS. *Arch. de Zoologie expérimentale, Notes et Revue*. T. 53, page 42.

car les îlots résiduels présentent des zones concentriques de coloration variable, ce qu'on n'observe pas dans la thyroïde normale. On trouve de tels îlots seulement dans les grosses vésicules.

Dans les vésicules où la colloïde est ainsi en voie de résorption, les cellules présentent quelques granulations colorables à peu près comme cette substance, mais pas exactement comme elle. Ces granulations sont bien différentes de celles qu'on trouvera dans les cultures plus âgées et qui sont de nature lipoïde, on ne les rencontrait pas, ou, en tous cas, elles étaient en très petit nombre dans la glande normale ; elles sont souvent, mais pas toujours, localisées plus spécialement à la base des cellules. On retrouve des granulations ou des flaques analogues en dehors du cytoplasme, soit entre la base des cellules et les éléments conjonctifs, soit dans les mailles du tissu conjonctif. On comprend aisément qu'il en soit ainsi. Les substances qui traversent les cellules thyroïdiennes ne sont plus entraînées par le courant sanguin ou lymphatique et doivent, nécessairement, stagner dans ce milieu solide qu'est le plasma.

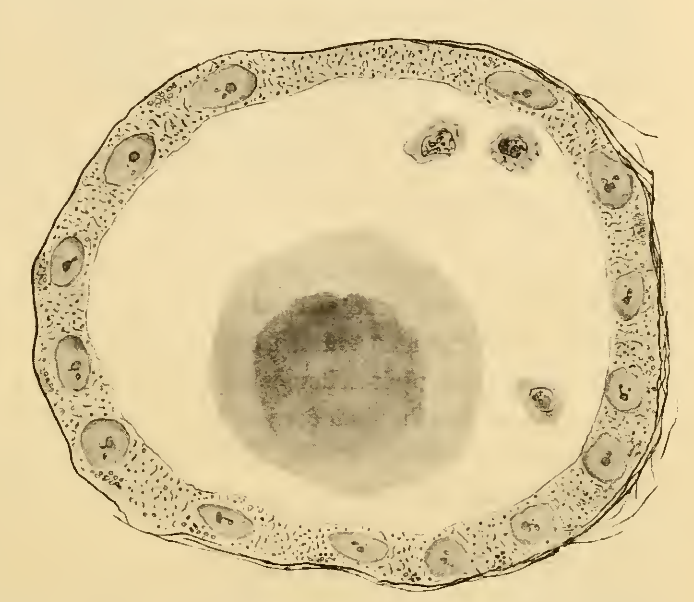


Fig. 1. Résorption de la colloïde dans une grosse vésicule thyroïdienne, 24 heures de culture ; cellules dégénérescentes. La colloïde présente 2 zones inégalement colorables.

La résorption de la colloïde ne dure pas indéfiniment et il semble qu'à partir de 20 à 24 heures, le phénomène n'ait plus lieu. En tous cas, la colloïde ne diminue plus à partir de ce moment, même dans les vésicules où les cellules présentent d'autre part des signes de vie active ; c'est un phénoméne de début des cultures.

Cette résorption de la colloïde nous donne une indication intéressante sur le fonctionnement normal de la glande. On sait que l'une des questions

les plus obscures de l'hystophysiologie de la thyroïde est celle de savoir comment la colloïde, qui paraît être le vrai produit de sécrétion endocrine, passe dans le sang ou dans les lymphatiques.

Il nous est impossible de passer en revue ici les diverses opinions qu'on a émises sur cette question. Il suffira de rappeler qu'elle est loin d'être résolue.

Les faits que nous venons de signaler indiquent clairement, non seulement qu'il n'est pas nécessaire de faire appel à la destruction d'une cellule de couloir pour expliquer la sortie de la colloïde dans les vaisseaux, mais que la résorption par les cellules et à travers les cellules est extrêmement rapide. La thyroïde sécrète et se transforme de façon beaucoup plus active qu'on ne se le serait figuré d'après l'examen de la glande normale et les données classiques. Se basant sur ces observations, où, dans des conditions évidemment précaires, la résorption de la colloïde est très considérable en 24 heures, il semble qu'on doive conclure que, dans l'organisme, le contenu des vésicules thyroïdiennes est renouvelé à peu près complètement toutes les 24 ou 36 heures.

Le fait que les petites boules ou grains qu'on trouve dans les cellules et dans les mailles du tissu conjonctif n'ont pas exactement les réactions de la substance colloïde éveille l'idée que cette substance subit, au passage, un remaniement dont nous ne pouvons, d'ailleurs, apprécier l'importance.

Il faut se demander aussi comment il se fait que cette résorption devienne aussi évidente dans les cultures, alors qu'elle ne l'est pas *in vivo*. Dans l'organisme, le phénomène est sûrement masqué par la sécrétion continue de substance colloïde. Il semble que les processus de sécrétion soient commandés par des causes extérieures à la glande, ce qui explique qu'ils cessent dès que le tissu est séparé de l'ensemble de l'organisme, la résorption étant automatique.

Une comparaison simple fera mieux comprendre ma pensée. Voici, dans une usine compliquée, une cuve que remplit une pompe, mue par les moteurs généraux de l'usine et que vide un siphon. Les deux machines se compensent en moyenne et le récipient reste plein. Si l'on sépare cet ensemble de l'usine, la pompe cessera de fonctionner, tandis que le siphon continuera à vider le récipient et que sa présence deviendra, ainsi, évidente.

Il est intéressant aussi de noter que la résorption ne dure pas indéfiniment et qu'elle s'arrête vers la vingt-quatrième heure, c'est-à-dire vers le moment où les cellules commencent à subir des transformations pro-

fondes et perdent leur structure organo-spécifique. Il semble que le phénomène de résorption soit lié à l'intégrité de cette structure.

Il est une observation qui, bien que faite dans un tout autre ordre de recherches, se rapproche de celle-ci. PEISER (1906) a étudié comparativement la thyroïde chez les animaux hibernants pendant la période de vie active et pendant le repos hibernal. Il a observé que, pendant l'hibernation, les vésicules se vidaient de substance colloïde. Il a observé, en même temps, la disparition des images cytologiques que l'on rapporte, ordinairement, à des processus de sécrétion. Il semble ainsi que, pendant le début de l'hibernation, se produise la même dissociation entre la sécrétion et la résorption.

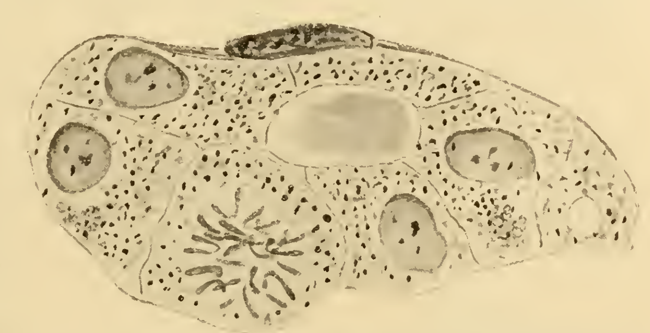


FIG. II. Vésicule thyroïdienne dans une culture de 48 heures. Thyroïde de lapin adulte. Résorption incomplète de la colloïde. Mitose dans une cellule épithéliale.

Transformations des cellules glandulaires.

Laissons maintenant cette observation curieuse de persistance *in vitro* du fonctionnement normal, pour étudier les transformations des cellules et leur évolution. Dès la vingt-quatrième heure, beaucoup de petites vésicules sont complètement vidées de leur contenu, les cellules se sont gonflées et la lumière de la vésicule est oblitérée, elles sont transformées en nodules de cellules plus grandes et plus claires que les éléments de la thyroïde normale. D'autres vésicules renferment encore des débris de la substance colloïde, mais les cellules y ont subi le même gonflement. Les grandes vésicules, enfin, en renferment des restes assez considérables ; les cellules s'y gonflent aussi, mais un peu plus tardivement, semble-t-il. Les éléments épithéliaux renferment alors diverses enclaves granuleuses,

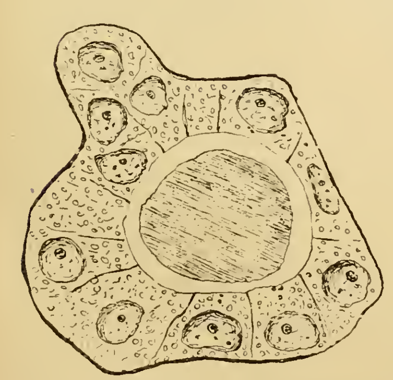


FIG. III. Grosse vésicule thyroïdienne avec résorption incomplète de la colloïde et bourgeonnement latéral. (Culture de 3 jours, thyroïde de lapin adulte.)

de taille et de coloration variables. Il en est encore qui se colorent comme la colloïde ou à peu près, il en est qui sont de nature lipoïde. Elles sont alors assez rares. Ces enclaves sont réparties irrégulièrement dans le cytoplasme. Parmi elles, la méthode de Benda montre quelques chondriocontes fins, courts et peu abondants.

Quelques éléments dégénèrent et tombent dans la lumière. Cela s'observe surtout dans les plus grandes vésicules, mais ce phénomène est très discret, comparable, par exemple, à ce qu'on observe dans le rein embryonnaire, ne rappelant en rien ce qu'on voit dans le rein adulte.

Divers auteurs ont décrit dans la thyroïde normale deux ou plusieurs sortes d'éléments, qui diffèrent les uns des autres par la colorabilité du noyau et du cytoplasme. (ANDERSON, GALEOTTI, etc.) MAWAS qui a décrit le chondriome[1] de la thyroïde n'a pas retrouvé ces deux sortes de cellules, mais seulement des cellules de type ordinaire et des cellules à cytoplasme clair et à mitochondries périphériques. Il ne paraît pas attribuer grande importance à ces variations d'état du chondriome. Je suis de son avis sur ce point. Il y a, dans la thyroïde, cela est certain, des cellules plus ou moins claires ou sombres, plus ou moins chargées d'enclaves, mais il est non moins certain que ce ne sont que des états divers qu'une cellule prend ou quitte assez vite et l'examen de préparations de cultures le démontre aussi nettement que possible, parce qu'on y apprécie exactement un facteur que l'histologie ordinaire ignore trop souvent : la rapidité des transformations. Je suis moins d'accord avec MAWAS, quant à la description du chondriome. La méthode de Benda donne des images un peu différentes de celle de REGAUD qu'il emploie et probablement des images plus complètes. J'ai trouvé moins de grains et plus de chondriocontes. La plupart des grains qu'on observe dans la thyroïde ne sont pas des mitochondries, mais des grains de sécrétion sidérophiles. Je me suis élevé déjà contre la tendance à appeler mitochondries tout ce que colore une méthode mitochondriale, ce qui aboutit à des confusions, à des homologies inexactes et provoque des

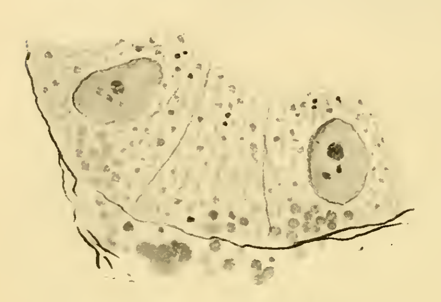


FIG. IV. Granulations à la base des cellules et dans les espaces lymphatiques. Thyroïde de lapin, 24 heures de culture.

1. SCHULTZE a décrit aussi le chondriome de la thyroïde.

discussions insolubles. En dehors des chondriocontes, des filaments végétatifs d'Altmann, dont la morphologie est caractéristique, il nous est bien difficile d'apprécier ce qui est ou n'est pas mitochondrial, et on devrait garder souvent une prudente réserve. L'évolution cytologique des cultures de thyroïde montre que la plupart des grains qu'on voit dans cette glande avec la méthode de Benda ne sont pas de même nature que les filaments végétatifs.

De 24 à 48 heures, la culture ne se modifie guère. La dégénérescence des éléments du centre asphyxique devient complète et la différence entre le centre et la périphérie s'accentue. Les éléments survivants sont devenus encore plus clairs.



Fig. v. Vésicule thyroïdienne ayant résorbé sa colloïde et bourgeonnant intérieurement. (Thyroïde de lapin adulte, 24 heures de culture.) Au centre, deux éléments dégénérescents. A côté, une cellule plus fortement grossie pour montrer l'état du chondriome. (Fixation de Benda, coloration au fer.)

Leur cytoplasme, finement granuleux avec les méthodes courantes, montre, avec la méthode de Benda, des chondriocontes assez longs. Les grains de sécrétion sidérophiles de la thyroïde ont beaucoup diminué et tendent à disparaître, de même que les grains colorés en noir verdâtre, par la méthode de Prenant, qui paraissent provenir de la résorption de la substance colloïde. Les enclaves graisseuses deviennent, au contraire, de plus en plus nombreuses : colorées en gris par l'acide osmique, elles apparaissent en jaune avec la méthode que j'emploie, ainsi que je l'ai expliqué à propos du rein.

Çà et là, on trouve, dans les nodules ou vésicules survivants, une cellule foncée, granuleuse, allongée vers le centre du nodule qui ressemble

aux cellules qu'on rencontre quelquefois dans la parathyroïde au milieu des nodules. (G. Bobeau 1913).

On peut, sur la série des préparations, suivre le développement de ces éléments. Ce sont simplement des cellules conjonctives transformées. Le gonflement et la multiplication des cellules glandulaires font que les vésicules voisines confluent. Les éléments conjonctifs se trouvent, çà et là, isolés au milieu des cellules épithéliales, par la confluence de 2 à 3 vésicules. Ils prennent alors l'aspect de la figure 9. On suit très bien cette transformation.

Il est bon de remarquer qu'à ce moment l'aspect général des préparations de culture ne rappelle plus en rien celui de la thyroïde normale. Sauf le cas où on a la chance de tomber sur une vésicule assez grosse où l'aspect thyroïdien est encore reconnaissable, la préparation donne bien plus l'impression de parathyroïde que de thyroïde[1].

Tissu conjonctif.

Dans les préparations de 48 heures, le tissu conjonctif est tout à fait intéressant à étudier, dans le centre asphyxique d'une part, dans la périphérie fertile d'autre part. Dans le centre, les cellules conjonctives résistent bien mieux à l'asphyxie que les éléments épithéliaux, si bien que, vers la quarante-huitième heure, il est une vaste zone où tout le tissu glandulaire est mort et où le conjonctif survit. On y voit alors les cellules conjonctives se gonfler considérablement, leur noyau s'arrondir et des mitoses se produire, tout au moins dans les régions les plus voisines de la superficie où les conditions sont encore suffisamment bonnes.



Fig. vi. Nodules pleins provenant de petites vésicules thyroïdiennes. Culture de 3 jours; *c*, cellule sombre d'origine conjonctive.

Au contraire, dans la région périphérique où toutes les cellules sont dans de bonnes conditions, l'épithélium se maintient, se gonfle, et même, prolifère ainsi que nous allons voir, tandis que le tissu conjonctif reste exactement dans l'état où il était dans la glande normale : petites cellules aplaties à noyau foncé.

1. Des auteurs (p. ex. Michaud 1908) ont signalé l'existence d'îlots de tissu parathyroïdien dans la thyroïde. Il est bien certain qu'ils ne sont pas en question. La régularité avec laquelle on obtient les images auxquelles je fais allusion suffisent à le démontrer.

Cet exemple illustre bien l'*antagonisme des deux tissus* sur lequel j'ai insisté déjà.

La vitesse de prolifération du conjonctif dépend donc moins de l'excellence des conditions extérieures que de l'absence ou de l'insuffisance de l'épithélium qui suffit à l'inhiber.

Multiplication mitotique des cellules épithéliales.

J'ai indiqué, dans un travail précédent[1], que la thyroïde se classe parmi les tissus où réapparaissent des mitoses en culture. On n'a pas rencontré, que je sache, de mitoses dans la glande thyroïde adulte et normale et on en a souvent signalé l'absence. Moi-même, j'en ai soigneusement cherché dans les thyroïdes de divers animaux, sans jamais en rencontrer. Il est donc bien certain qu'elles sont pour le moins extrêmement rares. Or dans les cultures, dès le deuxième et le troisième jours, réapparaissent des mitoses assez nombreuses, dans la zone fertile. Ces mitoses sont bipolaires et normales. Jamais je n'ai rencontré ici des mitoses plurivalentes que j'ai signalées dans les cultures de rein adulte. Dès que cette prolifération a commencé, elle continue, les jours suivants, et, semble-t-il, avec une activité égale. Il résulte de cela des transformations profondes dans l'aspect des vésicules ou nodules de cellules. A partir du troisième ou quatrième jour, il est impossible de reconnaître le tissu primitif, la disposition des vésicules et des nodules de cellules se modifie rapidement. Les grosses vésicules se comblent et l'épithélium se stratifie. Le phénomène est constant, mais assez difficile à observer dans sa pureté, parce qu'il est fréquent que la zone fertile



FIG. VII. Coupe tangentielle d'une vésicule thyroïdienne dans une culture de 48 heures. Mitoses dans les cellules épithéliales.

1. *Presse médicale.*

vraie n'ait même pas l'épaisseur d'une grosse vésicule. Il faut donc rencontrer des points exceptionnellement favorables.

Les petites vésicules *végètent irrégulièrement et se déforment vite*, prenant, dès le troisième jour, l'aspect de boyaux de plus en plus irréguliers, que j'ai comparés déjà aux boyaux d'un épithélioma.

Le conjonctif et l'épithélium sont assez bien distincts jusque vers le troisième jour. Dans la zone fertile, le conjonctif est, comme nous l'avons vu, inhibé par l'épithélium. Vers le quatrième jour, il devient, en certains points, très difficile de distinguer les deux sortes d'éléments avec certitude. Les cellules d'origine conjonctive ou épithéliale n'ont aucun caractère qui permette de les distinguer à coup sûr, et c'est plutôt par leur situation que par leur morphologie qu'on peut dire que ces éléments viennent sans doute de l'un ou de l'autre tissu.

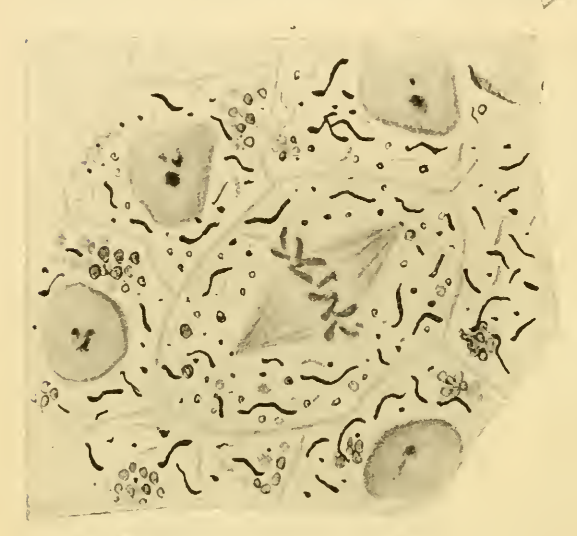


FIG. VIII. Mitose dans une cellule thyroïdienne de lapin adulte, 48 heures de culture. Méthode de Benda-fer ; *g*, grains de graisse.

LAGUESSE, à la suite de CARREL, émet un doute sur le fait de la dédifférenciation, parce que, dans une expérience de Carrel, des cellules conjonctives provenant d'un cœur de mouton conservent la faculté de se grouper en réseau et restent fusiformes. Je ferai remarquer que : 1° CARREL n'a pas démontré du tout que ces éléments soient d'origine conjonctive pure ; 2° que la forme en fuseau et le fait de se disposer en réseau ne caractérise pas des éléments comme conjonctifs. Pour ma part, j'exigerai au moins pour caractériser un élément comme conjonctif, de le voir élaborer des fibres collagènes. La forme en fuseau est acquise dans les cultures par les conditions de milieu, indépendamment de l'origine des cellules : les éléments d'un épithélium stratifié, par exemple, prennent cette même forme.

Je tiens à faire remarquer aussi qu'on ne semble pas avoir compris toujours bien exactement ce que j'entends par dédifférenciation[1].

Il est vrai que je ne l'ai peut-être pas suffisamment expliqué avant mon travail

1. Divers auteurs allemands ont traduit : « Entdifferenzierung » (disparition de la différenciation), d'autres « Zurückdifferenzierung » (évolution régressive de la différenciation). Ce dernier terme exprime exactement ma pensée, si, du moins, la traduction que j'en donne est exacte.

sur le rein qui n'est pas encore paru. Je tiens à insister sur ceci, que je comprends la dédifférenciation comme un phénomène progressif, comprenant des étapes diverses ; la dédifférenciation peut se produire complètement en culture, ou bien s'arrêter à une étape quelconque. Il n'en reste pas moins vrai que, dans tous les cas que j'ai observés jusqu'ici, j'ai vu cette dédifférenciation évoluer. (Le cartilage que j'avais d'abord considéré comme une exception rentre dans la règle générale.)

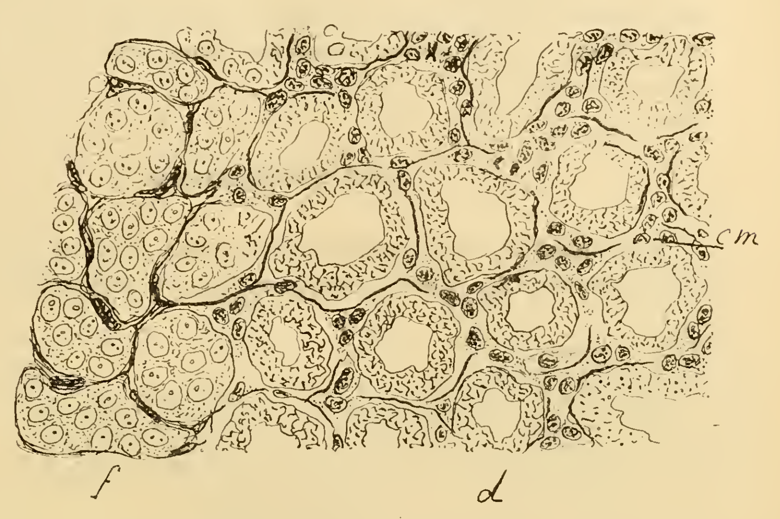


FIG. IX. Portion d'une culture de thyroïde de 2 jours montrant la multiplication des cellules conjonctives dans le centre dégénéré, *d*, tandis qu'elles ne se multiplient pas, dans la portion fertile, *f*, *cm*, cellules conjonctives en voie de multiplication.

Epithéliums de cicatrisation.

Lorsqu'on a prélevé avec des ciseaux un fragment de glande thyroïde, il se trouve toujours qu'on a ouvert un certain nombre de vésicules. L'épithélium de ces vésicules prolifère activement et tend à cicatriser la surface libre du fragment ensemencé. Cela est la règle chaque fois qu'on a, à la fois, du conjonctif et de l'épithélium dans une culture. Tandis que les cellules des cordons et vésicules profondes se désorientent, donnent lieu à des boyaux irréguliers, les cellules superficielles restent groupées en épithélium typique parfaitement régulier. Les kittleisten sont évidents. Le centre cellulaire, souvent juxtanucléaire, est souvent aussi représenté par un diplosome superficiel.

Ces cellules ont-elles conservé ou perdu leurs caractères de cellules thyroïdiennes ? Il serait bien difficile de le dire, les éléments de la thyroïde n'ont pas une morphologie très caractéristique, comme ceux du rein, par exemple, et il est évident que la perte des caractères organo-spécifiques ne se manifestera pas bien histologiquement, ces caractères n'ayant pas un substratum cytologique assez évident. L'arrêt de la sécrétion, puis de la résorption, la réapparition de mitoses, m'ont fait penser qu'ici comme ailleurs, ces cellules ont perdu leur caractère organo-spécifique alors

même qu'elles ont conservé leur caractère épithélial, mais il est très difficile, ou impossible, d'en faire la démonstration cytologique.

On observe souvent, dans la thyroïde, la formation de vésicules dans l'épithélium de cicatrisation. Ces vésicules ne renferment pas de substance colloïde, n'ont en rien l'aspect de vésicules thyroïdiennes. Elles ressemblent à celles qui se produisent dans la zone d'envahissement de toutes les cultures.

Zone d'envahissement.

Il se produit, assez souvent, une zone d'envahissement dans les cultures de thyroïde. Presque toujours, elle est d'origine épithéliale pure. La

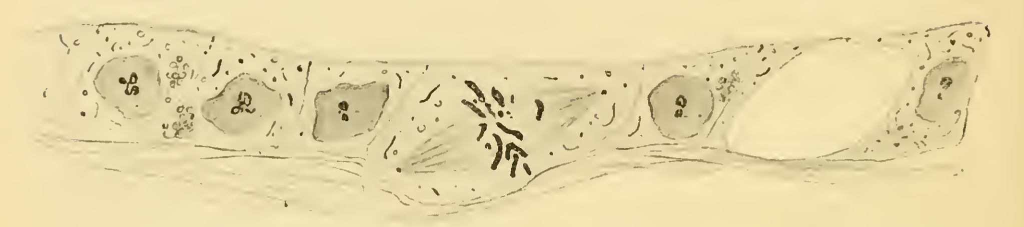


FIG. X. Epithélium de cicatrisation dans une culture de thyroïde de 3 jours ; *m*, cellule en mitose ; *v*, vacuoles intercellulaires ; *g*, grains lipoïdes.

raison en est facile à saisir. Le conjonctif étant inhibé, les premiers jours, dans la zone périphérique, n'a pas de tendance à proliférer. D'autre part, le prélèvement a ouvert, nous l'avons dit, un grand nombre de vésicules qui deviennent autant de foyers de cicatrisation. La formation de l'épithélium de cicatrisation est donc rapide. Enfin, la thyroïde dissout peu ou pas la fibrine du plasma, d'où adhérence parfaite du plasma au grain de semence. Par le mécanisme que j'ai déjà expliqué à propos du rein, il se fait, aux bords, un appel de cicatrisation qui est dévié par l'adhérence du plasma et qui donne lieu à la zone d'envahissement.

Je ne puis que répéter ici ce que j'ai dit à propos de la zone d'envahissement du rein. *Les cellules n'y ont plus aucun caractère précis.* Leur forme dépend plus des conditions de milieu que de leur origine. Elles continuent, d'ailleurs, à se mitoser activement à la surface du plasma. Souvent, il se forme des nodules, des boyaux parfaitement analogues à ceux que l'on observe dans les cultures de rein et qui ne sont pas plus des vésicules thyroïdiennes (CARREL), que les boyaux des cultures de rein ne sont des

tubes rénaux. D'ailleurs, si l'on n'avait pas soigneusement étiqueté ses préparations, une étude, même très attentive, ne permettrait pas de reconnaître l'organe qui a produit la zone d'envahissement. La morphologie des cellules qui la constituent n'a plus rien de caractéristique.

Les éléments sont ici assez bas, en général, irrégulièrement disposés. Ils subissent des variations considérables de forme et de hauteur, selon des conditions générales ou locales (fig. 4, 6). Souvent, comme je viens de le dire, on les trouve groupés en nodules ou en boyaux. Ce ne sont pas des tubes, ni des vésicules, mais des amas de cellules imbriquées comme les écailles d'un bulbe d'oignon, très semblables ou identiques aux formations que j'ai décrites dans les cultures de rein embryonnaire. Ces boyaux végètent le plus souvent en surface, mais souvent aussi en profondeur. Dans les préparations très bien fixées, ces cellules montrent, sur toutes leurs faces tournées vers l'extérieur (aussi bien tournées vers le plasma que vers l'atmosphère) un fin ourlet cuticulaire qui se colore en vert par la méthode de Prenant, en bleu par le Mallory.

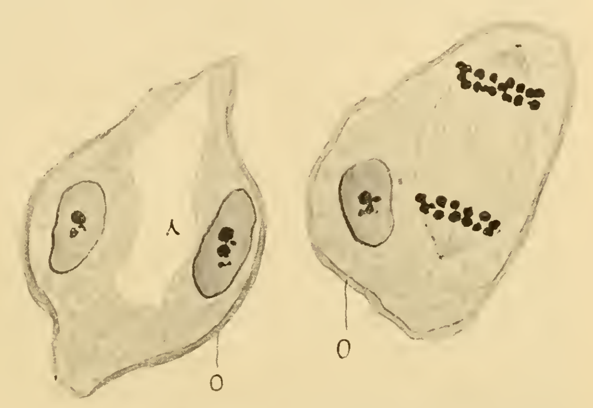


Fig. XI. Tubes et vésicules de la zone d'envahissement d'une culture de thyroïde ; *v*, vacuole centrale ; *o*, ourlet cuticulaire.

RÉSUMÉ

Si j'ai tenu à ce que l'étude des cultures de thyroïde vienne immédiatement après celle des cultures de rein, c'est que la comparaison entre les deux glandes me paraît suggestive.

La thyroïde nous a montré, pour la première fois, *la persistance in vitro* de l'activité normale, ou, plus exactement, *d'une partie de l'activité normale d'un tissu*. Cette persistance est, d'ailleurs, *de courte durée*. Il semble que ce soit l'arrêt progressif d'un *phénomène préalablement lancé et en grande partie automatique*. Ensuite, la dédifférenciation commence. Elle se fait par un tout autre processus que dans le rein, *la cellule thyroïdienne est capable de se mitoser directement et de résorber ses enclaves sans*

perte de substance, comme le rein fœtal et contrairement à ce qui se passe dans le rein adulte. Dans les éléments de la thyroïde, le rapport du protoplasma végétatif au fonctionnel est très élevé, tandis qu'il est faible dans le rein. Dans le premier cas, la cellule glandulaire évolue comme le muscle lisse vasculaire, dans le second comme le muscle vésical. Notons aussi que je n'ai jamais rencontré dans la thyroïde de mitoses plurivalentes comme dans le rein. Il me semble que ces données éclairent la cytologie de la thyroïde et permettent de situer exactement la cellule thyroïdienne dans une classification des éléments glandulaires. Elle est en somme assez *peu différenciée* morphologiquement et *peut régresser sans grandes transformations* par des processus relativement simples.

Différences entre la culture et la greffe.

Les travaux nombreux auxquels je faisais allusion plus haut et qui traitent des greffes de thyroïde et de la régénération de cette glande nous permettront de faire un parallèle intéressant entre les phénomènes observés dans les greffes et ceux que l'on rencontre dans les cultures *in vitro*. Nous pourrons ainsi, mieux saisir ce qu'il y a de particulier dans les conditions étudiées ici.

L'étude de la régénération de la thyroïde a été faite par Negri et Gozzi, Walter (1910), Bozzi, Motta-Cocco. Ces auteurs ont observé. dans ces conditions, des mitoses dans les éléments glandulaires comme dans les cultures, mais si dans quelques cas, les éléments ont perdu. au début, leur arrangement caractéristique, ils l'ont tout de suite parfaitement repris.

Les greffes de thyroïde ont surtout été l'objet de recherches nombreuses et très bien faites, à cause de l'utilisation thérapeutique qu'on entrevoyait. Enderlen (1898). Holdener (1898). Sultan (1898), et, surtout Christiani (1898 à 1906) ; puis, Carrel et Guthrie (1905) ont parfaitement étudié le sort du tissu thyroïdien dans les conditions les plus diverses[1]. Je n'ai nullement l'intention d'analyser tous ces travaux en détail, mais, seulement, d'en faire ressortir les faits qu'ils ont établis et l'intérêt de ces faits pour le travail qui nous occupe.

Les greffes de thyroïde prennent à peu près, dans les conditions où les

1. Les transformations de la thyroïde dans diverses conditions ont été aussi très bien étudiées : dans le jeûne Barbera 1903, après parathyroïdectomie (Porcile 1902) (Alquier, 1910) (Missiroli 1902), ligature des vaisseaux (Alamartine, 1911), mais ceci a moins de rapport avec les questions qui nous intéressent.

tissus cultivent, c'est-à-dire avec nécrose du centre et survie de la périphérie mieux baignée de lymphe (HOLDENER, SULTAN). L'évolution histologique de la greffe a été, elle-même, bien étudiée. Au début, il se produit des nodules pleins de cellules sur l'interprétation desquelles les auteurs n'ont pas suffisamment insisté, à notre avis, qu'ils ont, cependant, qualifiées quelquefois d'indifférentes (HOLDENER). Autant qu'on en peut juger d'après les figures qu'ils donnent, il s'agit de boyaux et nodules de cellules très analogues à ce qui s'observe dans les cultures. Cela se voit surtout dans les greffes jeunes de un à deux jours. (CHRISTIANI, 1901.) Très vite, ces cordons différents s'organisent en vésicules thyroïdiennes caractéristiques.

CHRISTIANI, dont les études sur les greffes de thyroïdes sont fondamentales et ont, d'ailleurs, une valeur tout à fait générale, a étudié, entre autres choses, les greffes hétéro-thyroïdiennes avec les animaux les plus variés et les plus éloignés. Or, les conclusions auxquelles il est arrivé, et qui sont d'ailleurs justifiées par des dessins démonstratifs, montrent que la spécificité des greffes est assez étroite et que si les greffes hétéro-spécifiques réussissent quelquefois entre des animaux très voisins, le résultat est toujours négatif entre espèces un peu éloignées, Il n'en est pas de même avec les cultures en plasma hétérospécifique, ainsi qu'il résulte des expériences que nous avons entreprises, F. COCA et moi. Il n'y a aucune spécificité de milieu (on savait déjà qu'elle n'était pas très étroite : CARREL et BURROWS, R. LAMBERT 1911)[1], mais on peut aller quelquefois, extrêmement loin, des Mammifères aux Reptiles, par exemple. Les très nombreuses expériences de CHRISTIANI et le soin qu'il a pris de consigner tous les résultats négatifs rendent très intéressants et très démonstratifs la comparaison entre ses résultats et les nôtres. La conclusion qui s'impose est celle-ci : La non réussite des greffes hétérospécifiques n'est pas due aux qualités du milieu sanguin du porte-greffe, mais à des qualités qui se développent secondairement dans ce milieu, sous l'influence du tissu greffé et qui proviennent, en dernière analyse, des cellules du porte-greffe. On pouvait peut-être soupçonner cela théoriquement ; encore, fallait-il avoir la démonstration.

La différence capitale entre la greffe et la culture, c'est donc que la greffe se *redifférencie*, tandis que la culture ne le fait pas. Il y a donc,

1. Au début, CARREL et BURROWS et R. LAMBERT ne paraissaient pas faire très bien la différence entre les phénomènes de culture véritable et les phénomènes d'étalement, de mobilisation des cellules. Il m'a donc paru que la question méritait d'être reprise.

dans l'organisme, quelque chose qui n'existe plus, *in vitro*, et qui ramène les cellules à leur différenciation. J'ai vérifié ce fait, expérimentalement, bien des fois, en essayant d'inoculer des cultures, soit sous la peau, soit dans le péritoine. Bien qu'il ne s'agisse pas de tissu thyroïdien, je ne puis passer, sans faire allusion à ces expériences. Toujours, les tissus regreffés se sont, sinon atrophiés, complètement, du moins, redifférenciés[1].

Je me suis demandé, même, de quelle nature était cette action différenciatrice, et les expériences que j'ai entreprises et que je publierai ailleurs me font penser qu'elle est de nature humorale. La poussée des greffes de thyroïde est limitée par des conditions que Christiani a parfaitement déterminées : le besoin thyroïdien de l'organisme. Si l'on enlève une partie de la thyroïde, la greffe, jusque-là latente, se met à croître ; si l'on fait ingérer de l'extrait de thyroïde, la greffe s'atrophie. Dans les cultures, on n'observe pas de limitation de la croissance, et la comparaison avec les expériences de greffe et de régénération démontre péremptoirement que la croissance indéfinie des cultures, la réapparition de la prolifération reconnaissent, comme cause, l'absence de l'influence du reste de l'organisme, la suppression de ce que Bard appelait du terme vague d'induction vitale. On dirait, aujourd'hui, qu'il s'agit de l'absence d'une sécrétion interne, d'une hormone ; ce mot apparaît, d'ailleurs, inexact ici, car, lorsqu'on sépare un tissu de l'organisme, on n'observe rien qui fasse penser à la suppression d'une excitation, mais, le plus souvent, la suppression d'une inhibition, et je préférerais, de beaucoup, le terme d'« harmozone » proposé par Gley, qui s'adapte mieux à ces diverses modalités.

Le 20 juillet 1914.

BIBLIOGRAPHIE

1911. Alamartine. Effets de la ligature des vaisseaux du corps thyroïde sur la structure de cette glande. (*C. R. Soc. de Biol.*, Paris. T. LXX, p. 614.)

1910. Alquier. Modifications histologiques de la thyroïde laissée en place, après sympathectomie unilatérale chez le chien adulte. (*C. R. Soc. de Biol.*, Paris, p. 355.)

1903. Barbera. Contributo alla conoscenza delle modificazione che il digiuno apporta negli elementi anatomici dei varii organi (ghiandola tiroïde). (*Rendio. societ. medico-chir.*, Bologne.)

1. J'ai fait cette expérience de façon à avoir une autogreffe après culture (voir *Mouvement médical*, avril 1913), c'est-à-dire que j'ai réinoculé son tissu à l'animal même qui l'avait fourni.

1881. BABER. Researches on the minute structure of the thyroïd gland. (*Philad. Rans.*)

1912. BENSLEY (R. H.). Secretion anticedents in thyroïd gland. (*Proced. amer. assoc. Anat.*, décembre.)

1911. BOBEAU (G.). Recherches cytologiques sur les glandes parathyroïdes du cheval. (*Journal de l'Anat. et de la Physiol.* T. XLVII, p. 371.)

1895. BOZZI. Untersuchungen über die Schilddrüse. Histologie. Sekretion. Regeneration.

1910. CARREL et BURROWS. Cultures primaires, secondaires et tertiaires de glande thyroïde et cultures de péritoine. (*C. R. Soc. de Biol.* T. TLXXIX, p. 328.)

1911. CARREL et BURROWS. Cultivation *in vitro* of the thyroïd gland. (*Journal of experimental medizin.* T. XIII.)

1903. ELKES. Der Bau der Schilddrüse um die Zeit der Geburt. (*In diss. Königsberg.* (*Jahresber. der Anat.*)

1910. ISENSCHMID. Zur Kenntniss der menschlichen Schilddrüse im ersten Kindesalter. (*Frankfürter Zeitschr. Pathol.* T. V., p. 205.)

1910. — Cultures primaire, secondaire et tertiaire de glande thyroïde. (*C. R. Soc. de Biologie.* T. XXIX, p. 32.)

1911. LAMBERT (R. E.). The cultivation of tissue im plasma from alien species. (*Journ. of exper Medizin.* T. XIV, nº 2, 1911.)

1905. CARREL et GUTHRIE. Extirpation et replantation de la glande thyroïde avec reversion de la circulation. (*C. R. Soc. de Biol.* T. II, p. 413.)

1911. CARREL et BURROWS. Seconde génération de cellules thyroïdiennes. (*C. R. Soc. de Biol.* T. LXIX, p. 365.)

1909. CAVATORTI. Sulla struttura delle ghiandola tiroïde. (*Morgagni*, p. 96.)

1905. CHRISTIANI (H. et A.). Evolution comparée des greffes de jeune tissu thyroïdien, sur des animaux d'âge différent. (*Soc. de Biol.* T. LVIII, p. 531.)

1923. CHRISTIANI (H.). La greffe thyroïdienne chez les Reptiles. (*Journal de Phys. et Path. générales.* T. V, p. 24.)

1903. — Hypertrophie compensatrice des greffes thyroïdiennes. (*C. R. Soc. de Biol.*, p. 783.)

1903. — Réimplantation de greffes thyroïdiennes réussies. (*C. R. Soc. de Biol.*, p. 1457..

1904. — De la greffe hétérothyroïdienne. (*Journal de Phys. et Path. générales*, p. 476.)

1904. — De la greffe thyroïdienne chez les oiseaux. (*C. R. Soc. de Biol.*, p. 227.)

1901. — Accroissement des greffes thyroïdiennes. (*Journal de Phys. et Path. générales.* T. III, p. 22 et p. 200.)

1905. — Evolution des greffes thyroïdiennes superflues. (*C. R. Soc. de Biol.*, p. 361 ; et *Anatomischer Anzeiger.* T. XXVII, p. 176.)

1905. — Dégénérescence et athropie expérimentales des greffes thyroïdiennes par ingestion à dose toxique de pastilles de glande thyroïde. (*C. R. Soc. de Biol.*)

1905. — Quelques nouvelles données regardant les greffes thyroïdiennes. (*Verhandl. der anatom. Gesellchaft*, p. 176.)

1905. — Evolution histologique de greffes faites avec du tissu thyroïdien conservé. (*Journ. de Phys. et de Pathol. générales*, p. 261.)

1898. ENDERLEN. Die Transplantation der Schilddrüse. (*Mittheil. Grenzgeb. medic.-chir.* T. III, p. 474.)
1909. ENGEL. Sui processi secretori nelle cellule delle paratiroïdi dell' uomo. (*Internat. Monatschrift.* T. XXVI.)
1910. HESSELBERG. Die menschliche Schilddrüse in der fœtale Periode und die ersten 6 Lebensmonaten. (*Bern.*)
1898. HOLDENER (F.). Die Transplantation der Schilddrüse. (*Inaug. Dissert. Zurich.*)
1909. HUNT REID and SEIDDEL. Studies on thyroid. (*Hygien. labor. bull.*, p. 47.)
1911. LAGUESSE. La vésicule close est une formation caractéristique des glandes closes en général. (*Bibliographie anatomique.* T. XXI, p. 311.)
19 . LIVINI. Fibre collagene nella tiroide. (*Anat. Anzeig.* T. XXXIV.)
19 . NAWAS. Sur la structure du protoplasma des cellules épithéliales du corps thyroïde de quelques Mammifères. (*Bibliographie anatomique.* T. XXI, p. 256.)
1908. MICHAUD. Beitrag zur Kenntniss intrathyroidealgelegener Zellhaufen der Parathyroïdea. (*Virchows Archiv.* T. 191.)
1909. MISSOROLI. (A.) Sulle alterazioni della ghiandola tiroïde in seguito alla resezione del simpatico cervicale. (*Archivio Fisiol*, p. 582.)
1900. MOTTA-COCCO. Rigenerazione della ghiandola tiroïde. (*Monitore Zoolog.*)
1900. — Contributo all' istologia della ghiandola tiroide. (*Anat. Anz.*, p. 88.)
1910. NEGRI et GOZZI. Sul potera di rigenerazione della ghiandola paratiroide. (*Boll. Soc. medic.-chir,-Pavie*, p. 418.)
1906. PEISER. Ueber den Einfluss des Winterschlafes auf die Schilddrüse. (*Zeitschr. für Biologie*, p. 30.)
1902. PORCILE. Sopra alcune minute alterazioni successive all' extirpazione delle paratiroidi. (*Boll. Acc. med. Gênes*, p. 205.)
1910. ROSSI. Tiroïde paratiroïde e corpusculi timici. (*Ergebnisse der Anat.*, p. 460.)
1911. SCHILDER. Ueber Missbildungen der Schilddrüse. (*Virchovs Archiv.*, p. 246.
1898. SULTAN. Histologie der transplantierte Schilddrüse. (*Inaugural Dissert. Konigsberg.*)
1910. TRAINA. Ueber eine Strucktureigentümlichkeit des Schilddrüsenepithels. (*Anat. Anzeig.*, p. 554.)
1909. VERSON. Contribution à l'étude de la thyroïde et de ses annexes. (*Archives italiennes de Biologie*, p. 284.)
1910. WALTER. Schilddrüse und Regeneration. (*Archiv. für Entwicklungsmechanik*, p. 91.)

EXPLICATION DE LA PLANCHE II

FIG. 1. Grosse vésicule thyroïdienne située dans la zone fertile d'une culture de 48 heures. La colloïde a été résorbée, l'épithélium s'est stratifié. On y rencontre des mitoses (*m*) ; *g*, graisse. Culture de thyroïde de lapin adulte. Fixation de Benda non chromée, coloration comme travail sur les cultures de rein.

FIG. 2. Petites vésicules confluentes dans une culture de thyroïde de 48 heures. La colloïde a été résorbée ; *d*, ancienne cavité d'une vésicule avec une cellule dégénérée ; *c*, élément conjonctif ; *p*, cellule thyroïdienne en prophase ; *g*, gouttelettes de graisse. (Thyroïde de lapin adulte, coloration et fixation comme ci-dessus.)

FIG. 3. Culture de 4 jours de thyroïde de lapin adulte. Zone fertile. Boyaux cellulaires sans trace d'organisation thyroïdienne, mitoses nombreuses, centres cellulaires bien évidents.

FIG. 4. Surface libre et zone fertile d'une culture de thyroïde de lapin adulte (3 jours de culture). Epithélium de cicatrisation et boyaux cellulaires provenant de la confluence des petites vésicules. Technique comme ci-dessus.

FIG. 5. Télophase de la mitose de 2 cellules thyroïdiennes. (Lapin adulte, 48 heures de culture. Même technique que ci-dessus.)

FIG. 6. Zone d'envahissement d'une culture de thyroïde de 2 jours. Aspect variable des éléments qui sont garnis d'un ourlet cuticulaire. Mitoses dans la zone d'envahissement. Même technique.

FIG. 7 et 8. Cellules épithéliales d'une culture de thyroïde de 2 jours. Chondriome nettement filamenteux et gouttelettes de graisse. Il reste des grains sidérophiles colorés en verdâtre. (Fixation de Benda chromée. Coloration comme ci-dessus.)

FIG. 9. Elément ramifié d'origine conjonctive au centre d'un nodule de cellules thyroïdiennes. (Culture de 3 jours de thyroïde de lapin adulte.)

FIG. 10. Boyau de la zone d'envahissement, coupé transversalement, montrant la disposition des cellules et la réaction de l'ourlet cuticulaire, qui se colore comme les bordures en brosse. (Coloration comme ci-dessus.)

FIG. 11. Coupe oblique d'un boyau d'envahissement vers son extrémité.

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
Tome 55, pages 81 à 322, pl. III à V.
20 Décembre 1915

CONTRIBUTIONS HISTOLOGIQUES À LA BIOLOGIE COMPARÉE DU THYMUS

PAR

J. SALKIND

SOMMAIRE :

INTRODUCTION

Le présent travail a été commencé en 1910 à Paris, où grâce à l'obligeance de M. le D[r] SÉMICHON j'ai pu utiliser certaines ressources techniques du Laboratoire d'Histologie du Muséum.

De 1911 à 1914, j'ai poursuivi ces études sur une plus grande échelle au Laboratoire Marion, à Marseille. Dans cette station de Zoologie maritime, unique en France par sa position favorable aux portes d'une ville universitaire, j'ai rencontré le meilleur accueil de la part de M. le Prof.

Et. Jourdan, directeur du Laboratoire, et de M. le Prof. C. Gerber, chef de Travaux de Physiologie.

Deux voyages dans le Nord de l'Afrique (1912, Bou-Sâada, Colomb-Béchar; 1913, Khroumirie) m'ont permis d'étudier un plus grand nombre d'espèces de reptiles et d'oiseaux. M. le Dr L. Seurat, de la Faculté d'Alger, m'a été de bon conseil dans toutes les questions concernant la faune de ces régions.

L'office du Gouvernement Tunisien à Paris, la Direction Générale de l'Agriculture, du Commerce et de la Colonisation du Protectorat, ainsi que M. Charvet, garde générale des Eaux et Forêts à El-Feidja, ont facilité de leur mieux mes recherches.

Par suite d'une visite à la Station zoologique de Naples, la Direction de celle-ci m'a très obligeamment mis en possession de séries d'Ammocœtes et d'Amphioxus.

L'amabilité du Prof. J. A. Hammar, d'Upsala, m'a aidé à me tenir au courant des publications concernant le thymus. Pour la Bibliographie de ce travail j'ai consulté les bibliothèques de la Faculté des Sciences et de l'Ecole de Médecine de Marseille, ainsi que celle du Muséum de Paris. Plusieurs ouvrages ont été mis à ma disposition par le Dr Bartels, directeur de la Bibliothèque de l'Université de Jena, durant mon séjour en cette ville en 1912.

En acceptant la présidence de ma thèse de doctorat ès sciences, M. M. Caullery, professeur à la chaire d'Evolution des êtres organisés, m'a fait un honneur dont je lui suis profondément reconnaissant.

En intitulant ce travail « Contributions histologiques à la biologie comparée du thymus », j'en indique les limites et la méthode. Je n'expose ici que les données sur le thymus à l'exclusion d'autres organes branchiogènes ou lymphoïdes. Les études ont porté sur la biologie générale de l'organe, sa morphologie, sa physiologie normale et expérimentale, et les résultats ont été interprétés par leur comparaison dans les cinq classes de vertébrés. Ceci était facilité par l'unité de méthode de ces recherches, qui est la méthode histologique : les problèmes physiologiques et même chimiques ne sont envisagés ici que de leur côté microscopiquement abordable.

Le plan adopté est le suivant : — En premier lieu, la technique fera l'objet d'un exposé détaillé. Certaines méthodes histologiques utilisées par moi diffèrent des procédés usuels ; elles n'ont été publiées qu'en partie

et je crois utile de les donner dans leur ensemble ce qui facilitera le contrôle scientifique des résultats. Loin de partager l'avis de B. HALLER, *es kommt nicht darauf an, mit welchem technischen Verfahren man Etwas findet, wenn man es nur hat...*, je crois qu'en histologie comme ailleurs toute acquisition nouvelle est liée intimement à l'évolution de la technique. Il est difficile, en effet, d'avoir la présomption de voir mieux que les fondateurs de l'histologie classique, observateurs remarquables. Mais on peut chercher à voir autrement et ceci n'est réalisable qu'à la condition d'apporter des modifications à la technique habituelle.

Ensuite, un historique succinct permettra au lecteur d'aborder l'exposé des résultats en ayant présent à l'esprit le résumé des recherches de nombreux auteurs qui se sont occupés de l'anatomie, du développement, de l'histologie et de la physiologie du thymus.

Les résultats de mes propres observations et expériences sont exposés en trois parties principales traitant des Mammifères, des Sauropsidés, des Ichtyopsidés. J'ai commencé l'exposé par la classe la plus élevée en organisation suivant en ceci la méthode euristique de toute recherche phylogénétique : ainsi, en embryologie, pour rechercher l'ontogénie de l'organe, nous commençons par l'adulte et descendons vers l'embryon le plus jeune, quitte de récapituler ensuite les résultats acquis dans leur ordre naturel et chronologique.

Chaque partie est subdivisée selon les ordres ou classes qu'elle comporte. Ces divisions ne sont pas symétriques : le plan adopté permet, en effet, de donner une suite de monographies biologiques dont le pivot est une ou deux « espèces types » faisant l'objet d'études plus détaillées, le reste du groupe ne donnant lieu qu'à des indications plus concises et à des comparaisons avec l'espèce « type ». De même, certains traits de l'organisation du thymus se répétant du haut en bas de l'échelle des Vertébrés, les premiers chapitres comprendront des développements qui seront rendus inutiles ensuite. J'ai préféré ce mode d'exposition plus concret à un autre plus dogmatique où des divisions successives seraient consacrées à l'anatomie, physiologie, etc., du thymus dans l'ensemble de l'embranchement à la fois.

Les généralisations et les vues synthétiques que comporte ce travail sont développées dans les paragraphes qui terminent l'exposé de données sur chaque groupe.

L'étude du thymus de l'espèce humaine et la casuistique pathologique, qui en fait partie, sortent absolument du cadre de cet ouvrage.

Liste des espèces étudiées

Les noms des « espèces types » sont composés en *italique* ; un astérisque marque les espèces dont le thymus n'a pas été étudié jusqu'ici. Les noms des espèces d'Afrique sont donnés d'après Boulenger, Doumergue et Trouessart, les noms des poissons d'après Gourret.

GROUPE ET NOM	PROVENANCE
Mammifères.	
Carnassiers :	
1. *Canis familiaris*	Provence
2. Felis catus	»
3. Putorius furo*	Nord de la France
Rongeurs :	
4. *Mus decumanus*	Provence
5. Mus musculus	»
6. Cavia cobaya	»
7. Lepus cuniculus dom.	»
8. Jaculus hirtipes*	Algérie
Insectivores :	
9. Erinaceus europaeus	Provence
10. Macroscelis Rozeti*	Algérie
Chéiroptères :	
11. Vespertilio murinus	Provence
12. Vespertilio isabellinus	Algérie
Artiodactyles :	
13. Camelus dromedarius	»
14. Bos taurus	Provence
15. Ovis aries	»
16. Capra hircus	Tunisie
17. Sus scrofa	»
Oiseaux.	
Gallinacés :	
18. *Gallus domesticus*	Provence
19. Numida meleagris dom.	Tunisie
Colombins :	
20. *Columba livia dom.*	Provence
21. Turtur auritus	»
Passereaux :	
22. Passer domesticus	Tunisie
23. Alauda arvensis	»
24. Sturnus vulgaris	»
25. Rubecula familiaris	»
26. Regulus cristatus	»
27. Parus coeruleus	»
28. Garulus glandarius	»
29. Turdus merula	»
Grimpeurs :	
30. Picus major	»
31. Picus minor	»
32. Picus viridis	»
Rapaces :	
33. Strix flammea	»
Reptiles.	
Sauriens :	
34. Cameleo vulgaris*	Algérie
35. Lacerta muralis	Provence
36. Psammodromus hispanicus	Tunisie
37. Scincus officinalis	Algérie
38. *Platydactylus (gecko) muralis*	Provence
39. Agama stellio*	Algérie
40. *Uromastix acanthinurus**	»
Ophidiens :	
41. Cerastes cornutus*	»
42 Vipera aspis	Nord de la France
43. Coelopeltis insignitus	Algérie
44. Tropidonotus natrix	»
Chéloniens :	
45. Testudo mauritanica	Provence
46. Clemmys leprosa	Algérie
47. Cistudo europaea	Provence
48. Chelonia Caouana	»
Batraciens.	
Urodèles :	
49. Triton cristatus	Nord de la France
Anoures :	
50. *Bufo vulgaris*	Provence
51 Bufo pardalis	Algérie
52. Rana viridis	Provence
53. Rana esculenta	»
54. *Hyla arborea*	»
Poissons.	
Téléostéens :	
56. *Maena jusculum**	Provence
57. Sargus annularis *	(laboratoire Marion)
58. Pagellus erythrinus*	»
59 Labrus viridis*	»
60. Labrus merula	»
61. Scorpaena porcus *	»
62. Serranus cabrilla *	»
63. Serranus scriba	»
64. Crenilabrus Roissali*	»
65. Crenilabrus Pavo *	»
66. Blennius Pavo*	»
67. Gobius niger*	»
68. Conger vulgaris	»
69. Syngnatus phlegon	»
70. Syphonostoma Rondeleti	»
Selaciens :	
71. Scyllium canicula	»
72. *Scyllium catulus*	»
73. Raja miraletus	»
Cyclostomes.	
74. *Petromyzon planerii*	Naples (Station zoologique)
Procordés.	
75. Branchiostoma (*Amphioxus*) lanceolatus	Naples (Station zoologique)

TECHNIQUE HISTOLOGIQUE

A. — *L'Étude in vivo* constitue l'idéal de l'observation microscopique. Pour le thymus, ce mode d'observation est plus facilement réalisable que pour la plupart d'autres organes, dont la structure compacte exige impérieusement le procédé des coupes. Une dissociation ménagée d'un lambeau de thymus soit dans l'humeur aqueuse, soit dans le liquide de Ringer permet d'obtenir en état d'isolation plus ou moins complète la totalité de divers éléments de l'organe. En les observant à l'aide soit des éclairages monochromatiques (filtres jaune et violet), soit de l'ultramicroscope (procédé simplifié de Sidentopf, obj. E avec tube réducteur, diaphragme étoilé). on arrive à se rendre compte de certains détails de structure dans un état non modifié par les réactifs. Pour éviter l'action néfaste du contact direct des instruments en verre, même enduit de vaseline, je prélève une parcelle minime de l'organe à l'aide d'un éclat d'os ; elle est portée sur un fragment de mésentère disposé sur la lame et recouvert d'un fragment pareil, puis d'une lamelle lutée. Dans ces conditions, l'activité vitale des cellules se manifeste longuement.

Les colorants « vitaux » (Bleu de Méthylène rect. n. Ehrlich, Rouge Neutre « fur Inj. in vitales Gewebe »), bien qu'étant employés à des concentrations très faibles et dans des liquides stériles, amenaient régulièrement et rapidement la mort des éléments anatomiques dissociés. Par suite j'ai préféré combiner la coloration et la fixation. De même que l'étude des protozoaires est facilitée par l'observation durant le processus de coloration (Vert de Méthyle acétique, Maupas), l'emploi du T-E-N (voir plus bas) sous lamelle permet de différencier les détails qui passent inaperçus dans les préparations colorées après fixation. Les éléments constitutifs de la cellule possèdent des capacités d'absorption envers les colorants qui diffèrent dans le cas de fixation achevée, de ceux qui se déploient quand la pénétration graduelle du mélange de colorants et fixateurs réagit sur les substances au fur et mesure de leur précipitation. On suit ainsi, pas à pas, les progrès de la fixation et se rend compte des artefacts, très restreints, d'ailleurs, avec le T-E-N.

Ajoutons qu'en mordançant avec une solution tiède et très faiblement alcaline de Chrysamine, puis en colorant avec le T-E-N, on voit à un moment donné ressortir très nettement le chondriome cellulaire.

Au procédé de l'étude *in vivo* s'attachent les méthodes de congélation, qui d'après certains auteurs (Plenge, Solger), pourraient avoir la

prétention de donner l'image de la cellule vivante. Il est vrai que les travaux de Bakhmetieff nous ont montré que la cellule congelée ne perd rien de ses propriétés vitales ; les artefacts ne pourraient donc être importants puisqu'ils n'empêchent nullement la réviviscence ultérieure. Mais les mêmes travaux ont prouvé qu'il existe chaque fois une température critique au-dessous de laquelle une cellule donnée est détruite.

Or, les procédés de congélation appliquées en histologie ne permettent pas de se tenir dans les limites de températures données ; par suite, quand on congèle le tissu vivant, les structures fines sont profondément altérées. D'autre côté, la congélation après fixation préalable n'offre que le seul avantage de rapidité avec le défaut de ne pas se prêter à la confection de coupes suffisamment minces, ni de celles qui contiennent des cavités et des éléments libres. Je n'ai donc pas employé la congélation qu'en qualité de procédé de contrôle envers un autre procédé de fixation physique, celui de la « chaleur humide ».

B. — Tous les *fixateurs* chimiques possèdent un défaut primordial et inhérent : ils modifient l'individualité chimique des éléments constitutifs. Les fixateurs métalliques se combinent en formant des albuminates correspondants. Le formol les méthylénise en formant des corps nouveaux. Les fixateurs acides transforment une partie des albuminoïdes en syntonines et solubilisent les composés lipoïdes. L'alcool, enfin — qui ne donne une bonne fixation que quand il est fort — agit par déshydratation : il n'est pas d'ailleurs le seul qui agit de cette manière, tous les fixateurs en solution aqueuse, tels qu'ils sont couramment employés, sont hypertoniques par rapport au contenu de la cellule et déshydratent avant d'agir chimiquement.

Si on a en vue de conserver la capacité de réaction des tissus, il est nécessaire d'employer les méthodes physiques de fixation. Ici, c'est encore Altmann qui a montré le chemin ; malheureusement, son procédé ajoutait aux défauts de la congélation la dessication voulue et l'emploi des solvants de la paraffine.

On peut, pourtant, employer un autre procédé d'ordre physique, qui est la fixation par la « chaleur humide ». A 70 ou 80 degrés, toutes les substances albuminoïdes (coagulables sans décomposition profonde) sont des précipités et si la fixation a lieu dans une atmosphère saturée de vapeur, on n'a à craindre aucune dessication, aucun ratatinement des tissus.

Dans un récipient à large goulot, bouché, de l'eau salée est portée à ébullition ; dès que le thermomètre, qui traverse le bouchon et plonge

dans les vapeurs qui remplissent la partie supérieure du flacon, indique la température voulue (75-80°), la pièce est prélevée et suspendue par un fil au niveau de l'ampoule du thermomètre. On la laisse ainsi quelques minutes, selon sa grosseur, et dépose ensuite dans du Ringer à 37°.

Il est bon de procéder immédiatement à l'inclusion spéciale qui correspond à ce mode de fixation et qui évite toute action de substances chimiques sur la pièce (voir plus bas). Mais on peut également employer la fixation par la chaleur humide comme préfixation générale, après laquelle les fixateurs chimiques ou l'alcool achèveront l'insolubilisation nécessaire pour l'inclusion habituelle à la paraffine ou celloïdine. Les fixateurs chimiques qui m'ont donné les meilleurs résultats pour l'histologie générale du thymus sont le Flemming et le Zenker, ce dernier soit dans la modification de Helly (Zenker-Formol), soit dans la combinaison :

Liqu. I		Liqu. II		Liqu. III	
Sublimé.....	4 gr.	Formol......	10 cc.	Bichromate....	3 gr.
Bichromate..	3 gr.	Acide		Ac. Osmique...	1 gr.
Eau	100 gr.	Acétique....	1 cc.	Eau	100 gr.

Pour l'emploi, on ajoute à I le mélange II et, la fixation achevée, on conserve les pièces dans III, qui insolubilise les lipoïdes.

Pour éviter la formation de précipités due à la réduction du sublimé en calomel, j'ajoute 1 cc. de HCl au postfixateur. La présence de Chloral dans le fixateur empêche également la formation de précipités mercuriels. J'ai employé également les fixateurs de Benda, d'Altman, de Tellies-nitzky, de Dominici, le formol acétique, l'alcool absolu. Les pièces reçues du Laboratoire de Naples étaient fixées au Sublimé concentré. J'ajouterai que le formol picroacétique de Bouin ne m'a donné dans la plupart des cas que des résultats médiocres, inférieurs à ceux obtenus avec le simple formol-acétique qui présente d'ailleurs l'avantage de pénétrer aussi bien et de conserver l'aspect macroscopique des pièces.

C. — Le tableau de la page 89 permet de comparer le nombre de manipulations et le temps total exigé par les deux modes classiques d'inclusion et les deux procédés que j'indique. Ce que le tableau ne permet pas de comparer, c'est l'état de conservation des pièces qui, n'ayant à subir dans les deux derniers cas qu'un minimum de traitements, courent le minimum de risques de destruction et de ratatinement ; c'est l'expérience personnelle qui sera la plus persuasive sous ce rapport.

INCLUSION A LA CELLOIDINE	PROCÉDÉ HABITUEL D'INCLUSION A LA PARAFFINE	PROCÉDÉ A L'ACÉTONE-ÉTHER	PROCÉDÉ A LA GOMME-GÉLATINE
1. Alcool à 70°.	1. Alcool à 70°.	1. Acétone-Ether-Eau.	1. Gomme gélatine.
2. » à 90°.	2. » à 90°.	2. Acétone-Ether-Paraff.	2. Inclusion.
3. » absolu.	3. » absolu.	3. Paraffine à 37°.	3. Durcissement.
4. » » + Ether.	4. » » + xylol (chloroforme).	4. Inclusion.	
5. Celloïdine liquide.	5. Xylol.		
6. Celloïdine de concentration moyenne.	6. Xylol + paraffine.		
7. Celloïdine épaisse.	7. Paraffine à 37°.		
8. Inclusion.	8. Paraffine à 50°.		
9. Durcissement.	9. Inclusion.		

L'inclusion à l'acétone-éther :

Les pièces, sortant de l'eau de lavage ou d'alcool faible (où on les a conservées), sont immergées dans le mélange :

(I)	Acétone	2 vol.
	Ether	1 vol.
	Eau	1 vol.

Le mélange ne doit pas être opalescent; l'éther ne doit pas non plus surnager. Si c'est le cas, on rajoutera, goutte à goutte, de l'acétone jusqu'à obtention de limpidité. Il n'y a pas lieu de craindre que le mélange soit trop « fort » et occasionne des courants de diffusion ou ratatine les pièces. Des mensurations faites sur embryons ne m'ont montré qu'une diminution de volume minime, de beaucoup moindre à celle produite par la série des alcools ; mais on peut évidemment faire précéder ce bain par un autre où l'eau et l'acétone seraient à parties égales. On peut laisser les pièces séjourner dans le mélange I tant que l'on voudra ; elles n'y deviennent jamais dures et les colorations ultérieures ne sont pas inhibées comme cela arrive avec l'alcool, que je remplace d'ailleurs par ce mélange pour conserver les pièces durant plusieurs mois.

Le minimum de séjour est de 1 heure par millimètre d'épaisseur de la pièce.

Ensuite, dans le mélange :

(II)	Acétone (anhydre)	1 vol.
	Ether (anhydre)	1 vol.

où on laissera préalablement se dissoudre à froid quelques copeaux de paraffine à 37°.

Il ne faut pas que cette solution de paraffine soit saturée ; si, à cause d'un abaissement de température, elle commence à cristalliser, on obviera à cela en ajoutant dans le récipient quelques cc. d'Acétone-Ether aâ. Il est utile de garnir le fond du flacon de sulfate de cuivre calciné.

Le minimum de séjour dans le mélange II qui déshydrate la pièce, l'imbibe de solvant et la pénètre de paraffine à la fois, est de deux heures par millimètre d'épaisseur. Il est permis de sortir la pièce du liquide et de la laisser impunément quelques minutes à l'air libre, — une couche de paraffine se forme à sa superficie et la protège contre l'évaporation.

Jusqu'ici les manipulations ont eu lieu à la température ambiante. L'inclusion non plus ne nécessitera pas d'étuve, un banc chauffant suffit. On peut inclure directement dans la paraffine dure ; pourtant, pour éviter son ramollissement par l'acétone-éther de la pièce, quand celle-ci est volumineuse, il vaut mieux faire précéder l'inclusion définitive par un bain de paraffine à 37°. La durée des deux bains ensemble doit rarement excéder 10 à 15 minutes par millimètre d'épaisseur.

L'inclusion à la gomme-gélatine s'inspire de deux anciens procédés : l'inclusion à la gélatine (Kaiser, Nicolas) et le durcissement à la gomme (Heidenhain, Ranvier). Sa raison d'être est constituée par le fait que les inclusions à la celloïdine, à la paraffine et même au savon impliquent l'emploi de solvants des graisses et lipoïdes ; la congélation, d'autre côté, a de multiples défauts, déjà indiqués. Ce mode d'inclusion forme le complément de la fixation par la chaleur humide, car les seuls agents qui entrent en jeu, ici comme là, sont la chaleur et le sérum physiologique.

Voilà comment se présente ce procédé :

La pièce qui sort du Ringer (ou de l'eau de lavage, dans le cas de fixation chimique) est immergée dans la pseudo-solution suivante, maintenue à 37° :

A.	Grénetine sèche (gélatine pure).........	6 gr.
	Gomme arab. pulvérisée................	0, 5 décigr.
	Liquide de Ringer.....................	20 cc.

où on la laisse un temps variable selon son volume et sa consistance, une demi-heure, par exemple, pour les pièces ayant de 1 à 2 mill. d'épaisseur

et de 3 à 4 mill. dans les autres dimensions. Ensuite on la transporte pour le même laps de temps dans :

B.	Grénetine sèche........................	6 gr.
	Gomme arab. pulv......................	0, 5 décigr.
	Liquide de Ringer......................	6 cc.

Ce mélange ne reste liquide qu'à la température de 40 à 50° qu'il faut maintenir. En même temps, il est nécessaire de surveiller l'opération (sur le banc chauffant) en ajoutant de temps en temps quelques gouttes de Ringer pour compenser l'évaporation et en changeant la position des pièces au sein du mélange qui s'épaissit irrégulièrement.

Il ne reste ensuite qu'à laisser refroidir le mélange B après avoir disposé les pièces de manière voulue. Ces dernières sont ensuite découpées de manière à être contenues chacune à l'intérieur d'un parallélépipède à proximité d'un de ses petits côtés.

Le *gel*, gomme-gélatine, ne se prête pas immédiatement à la confection de coupes fines. Je le fais donc s'épaissir à l'air libre jusqu'à consistance de cartilage, état qui est généralement acquis au bout de 12 heures. La gomme-gélatine « cartilagineuse » se microtomise à sec ou humectée avec une épaisse solution de gomme et permet d'obtenir des coupes de 1 à 2 μ d'épaisseur. Pour cela, le parallélépipède est serré dans la pince du microtome et les coupes (que l'on obtient souvent en ruban) sont reçues directement sur une lame recouverte d'eau froide ou elles s'étalent. En prenant les précautions contre le décollement et la dessication, qui seront exposées plus bas, on peut les manipuler de même que des coupes à la celloïdine, enlever la gomme-gélatine avec du Ringer tiède, colorer, etc. La gomme et la gélatine étant des colloïdes, tout en remplissant les interstices entre les cellules, ne dialysent pas dans leur intérieur.

La plupart des matériaux ayant servi pour les études sur lesquelles est basé ce travail ont été inclus à la paraffine parallèlement par le procédé classique à l'alcool xylol (ou chloroforme) et par celui de l'acétone-éther ; les inclusions à la celloïdine et à la celloïdine-paraffine (têtards) ont été pratiquées plus rarement. L'inclusion à la gomme-gélatine a rendu des services surtout pour les investigations cytologiques sur les thymus des espèces-types.

D. — L'étude du thymus pose à l'histologiste des problèmes tellement différents au point de vue de réalisations techniques que l'on se

trouve devant le dilemme : ou colorer chaque série de coupes d'une douzaine de manières différentes, ou employer des colorations *panoptiques* permettant de résoudre sur la même coupe plusieurs questions à la fois. Sans nier la valeur de contrôle des colorations multiples, il faut avouer que les comparaisons entre deux éléments supposés identiques sur deux coupes différemment colorées ne sont pas rigoureusement exactes. La plupart des colorations utilisées en histologie sont ou des colorations *succédanées* ou des colorations *régressives*. Les dernières, précieuses pour la pure « mise en évidence » de certains éléments, n'ont qu'une valeur relative quand il s'agit de caractériser et de diagnostiquer. Les colorations succédanées, d'autre côté si employées, sont simplement désastreuses par l'interversion des affinités naturelles qu'elles produisent : un colorant basique survenant après un colorant acide (et vice versa) est absorbé d'une façon artificielle, réglée non pas par la structure moléculaire des éléments, mais par le pouvoir mordançant du premier colorant ; s'il se forme des composés, ils ne se font plus avec les éléments des tissus, mais avec les acides du colorant précédant ; les lavages intermédiaires et plus ou moins prolongés tendent à dissocier les deux colorants et leurs composés de manière imprévue ; et si pour remédier à la surcoloration obtenue on essaye encore de « différencier », c'est — théoriquement — à ne plus s'y reconnaître. Bref, deux coupes pareilles colorées par le même système de colorations succédanées n'ont, le plus souvent, rien de comparable.

Le remède est à côté du mal : une technique histologique qui veut être raisonnée doit faire le plus d'emploi possible des colorations *simultanées*.

Après Ehrlich, Pappenheim et Michaelis ont souligné les avantages des solutions multiples employées en coloration simultanée. Un type de ces mélanges est le Triacide. Un autre, le Romanovsky. Un troisième, le Van-Gieson. Les colorants cités ont pourtant leurs défauts, défauts de réalisation, non de principe. Le Triacide classique ne contient qu'un colorant basique exclusivement chromatinique : le Vert de Méthyle; sa préparation, même avec les poudres doubles de Grübler, est malaisée ; sa conservation laisse à désirer. Le Romanovsky, sous sa forme la plus répandue, le Giemsa, demande une préparation extemporanée, donne des précipités nécessaires, mais incommodes ; étant un produit secret, il varie dans sa qualité, soit par suite de changements apportés dans sa fabrication, soit en vieillissant. En plus, il ne contient qu'un seul colorant acide à côté de multiples basiques. Le Van-Gieson serait parfait dans son genre si ce

n'était son acide picrique qui agit plutôt comme décolorant que comme colorant proprement dit.

Réunissant les avantages du premier et du second type, le mélange polychrome Toluidine-Erythrosine-Jaune-Naphtol peut être considéré comme le colorant à toutes fins par excellence. Contenant, hormis ses composés, de l'Azur de Toluidine et les sels éosiniques et naphtylaminiques de toluidine en solution hydroalcoolique stable à longue échéance, — tout en étant dissociable, — il déploie une gamme de teintes comprenant toutes les couleurs du spectre : Violet (Cartilage, Mastzellen, Mucus), Bleu (Chromatine, éléments basophiles), Vert (hématies, granulations naphtolophiles), Jaune (couche cornée, fibres du cristallin), Orangé (muscles, élastine), Rouge (éléments acidophiles, connectif), Gris brun (granulations neutrophiles). Ces données sont exactement valables pour les tissus fixées à la chaleur ou à l'alcool, mais le mélange développe le même pouvoir colorant envers les pièces traitées par les fixateurs les plus divers et même osmiées.

La présence de formol, d'alcool et d'acétone en fait un fixateur en même temps qu'un colorant, d'où son mode d'application mentionné au § A et la possibilité de l'appliquer aussi simplement que le Leishmann aux frottis. J'ajoute que le T-E-N appliqué sans déshydratation subséquente par l'alcool donne la teinte rouge caractéristique de l'Azur aux noyaux des lymphocytes, des Plasmodium, des Trypanosomes. J'exposerai plus bas la technique spéciale de son application à la mise en évidence de mitochondries, etc., sur coupes.

Le polychrome T-E-N conserve son pouvoir colorant en bouteille bouchée près d'une année [1], est filtrable sans décomposition, ne donne pas de précipités à la chaleur, ne surcolore jamais. Son mode de préparation a été indiqué par moi dans la *Zeitschrift f. wiss. Mikr. und Mikr. Technik*, 1913.

La coloration par le T-E-N achevée (5 à 10 minutes), on peut chercher à la conserver telle quelle ou à développer sa richesse chromatique. Dans le premier cas, quand il s'agit de formations difficilement colorables et l'on craint toute perte de colorants basiques par le passage à travers l'alcool, il suffit de les fixer par une solution de molybdate d'ammonium saturée (rincer à l'eau avant le traitement ultérieur). Si l'on veut éviter le virage de la teinte rouge d'azur au bleu, virage produit

1. Le rajeunissement peut-être obtenu par l'addition de quelques cc. d'une solution alcoolique d'Erythrosine. On trouve le T-E-N chez Grübler.

par l'alcool, le mieux est de monter dans un milieu aqueux présentant à peu près le même indice de réfraction que l'huile d'immersion. Cette condition est remplie par le miel purifié : mélange naturel de glucose et lévulose. Dans la majorité des cas pourtant, on cherchera à faire l'analyse chromatique de la coupe ; on la déshydratera donc directement à l'alcool absolu, passera au xylol et montera au baume. Parfois quand le xylol — ou son équivalent — ayant servi à préparer le baume est de mauvaise qualité (xylol jauni) la coloration (basique surtout) disparaît au bout d'un temps variable. Pour pouvoir garder les préparations durant des années, même en les exposant à la lumière, je les monte dans le mélange Huile de Cèdre-Dammar indiqué dans la note citée [1].

Voici comment on procède pour mettre en évidence les mitochondries et certaines autres structures intracellulaires difficilement colorables, granulations azurophiles, etc. En alcalinisant le T-E-N, comme c'est la règle pour les colorants contenant ou produisant un Azur, on accentue son pouvoir chromatique envers les substances normalement peu colorables. Le meilleur mode d'alcalinisation est d'exposer pendant quelques instants la lame retournée au-dessus d'un flacon ouvert rempli d'ammoniaque. On fixe au molybdate comme ci-dessus. Il s'agit maintenant d'affaiblir la coloration qui est très intense, de façon à mettre en évidence les formations voulues. Ceci, si l'on ne veut pas tâtonner, ne doit se faire qu'avec le contrôle du microscope, et — vu la petitesse des organites recherchés — sous l'immersion. Il faut donc employer un décolorant présentant un indice de réfraction proche de 1,5. On l'obtient en ajoutant XX gouttes de Lysol (dit « parfumé ») à 20 cc. de Toluol. Les coupes rincées à l'eau après le molybdate, puis déshydratées, sont passées au xylol auquel on ajoute ensuite quelques gouttes de Lysol-Toluol. On recouvre d'une lamelle en gélatine (du D[r] *Pranter*, chez Grübler), et observe avec l'objectif à immersion. Quand les organites cherchés commencent à ressortir, on lève l'objectif — auquel la lamelle dans la plupart des cas adhère — puis on lave la lame copieusement au xylol avant de monter.

Pour revenir aux colorations simultanées, je donne la formule d'un mélange destiné à l'analyse différentielle des éléments conjonctifs, qui présente l'avantage de plus grande sensibilité par comparaison avec les colorants à base d'acide picrique et qui est d'application plus simple et plus sûre que le *Mallory* :

1. En diluant le « Dammar-Huile de Cèdre » avec du chloroforme on obtient un *vernis*, qui peut remplacer le montage sous lamelle, car il est lavable et ne se craquelle pas.

Brillantschwartz à 1 %................	5 cc.
Hélianthine à 1 %.....................	7 cc.
Acide acétique crist. à 10 %...........	1 cc.
Eau distillée..........................	20 cc.

Laver directement à l'alcool absolu et monter.

A remarquer que les muscles striés sont colorés par ce mélange (BrH) d'une manière spéciale et très caractéristique.

E. — Tous les procédés de collage de coupes à la paraffine utilisés à ce jour, excepté celui de l'adhésion (albumine, gélatine, traumaticine, gomme) ont le défaut de donner un fond coloré, cause de multiples erreurs. Le procédé d'adhésion par eau ou l'alcool faible, serait parfait s'il n'était pas si aléatoire. Je le remplace par celui du collage à l'huile de cèdre. Les coupes sont reçues dans un récipient rempli d'eau tiède, sur laquelle on a fait tomber *une* goutte d'huile de cèdre bien liquide, qui forme immédiatement une couche irisée d'épaisseur minime. Les coupes s'étalent parfaitement, l'eau n'ayant pas besoin d'être plus que tiède (20 à 25°), car l'huile de cèdre « sensibilise » la paraffine envers la chaleur ; elle semble la sensibiliser également envers les forces d'adhésion, car après avoir pêché les coupes avec une lame (qui n'a pas besoin d'être dégraissée) et les avoir séchées, on constate qu'elles supportent toutes les manipulations ultérieures et même la digestion sans quitter leur support. Ceci est valable également pour les pièces fixées aux liquides chromosomiques, qui d'habitude donnent des coupes ayant une fâcheuse tendance au décollement.

Le même procédé n'est pas applicable aux coupes à la gomme-gélatine, puisque pour celle-ci il faut éviter à tout prix la dessication. J'ai recours ici à l'artifice suivant : la lame est entourée d'une feuille de papier à cigarettes appliquée sur le côté qui porte les coupes humides. Les bords du papier sont collés au verso de la lame par une trace de baume. Cette enveloppe protectrice n'est enlevée qu'au moment de monter les coupes sous lamelle, ce qui se fait facilement sans que celles-ci cessent d'adhérer à la lame. Le procédé du papier à cigarettes permet aussi de manipuler aisément toute coupe à main levée.

A ce propos, je décrirai un petit appareil qui m'a rendu de grands services dans des endroits où il est impossible d'avoir un microtome avec soi [1]. Il permet d'obtenir avec une facilité incomparable des coupes en ruban, si l'on veut de 3 à 4 μ. L'épaisseur des coupes n'est pas régu-

1. Le microtome dont je me suis servi habituellement était celui de Minot ; quelques pièces ont été coupées au Dumaige.

lière, il est vrai, mais, étant en série, elles suffisent amplement aux études anatomiques et histologiques que l'on peut avoir en vue durant un voyage.

Ce petit microtome, plus simple encore que celui de Ranvier, est constitué par une boîte rectangulaire en verre ou en porcelaine. On y coule un bloc de paraffine, que l'on détache ensuite et sur lequel on colle la pièce à couper dans la position voulue. La hauteur du bloc de paraffine est réglée de manière qu'un rasoir glissant sur la boîte puisse entamer la pièce. Ce réglage s'obtient en plaçant des feuilles de papier dans le fond de la boîte. Le rasoir, guidé par la glissière que constituent les bords de la boîte, enlève toute une série de coupes sans qu'on ait besoin de changer le niveau de la pièce. C'est l'*inclinaison du rasoir* que l'on fait varier en la rapprochant doucement de la verticale, ce qui ne constitue qu'un tour de main, vite appris. Quand les coupes cessent de s'effectuer, on place de nouveau sous le bloc une feuille de papier et l'on recommence à couper. Les séries ainsi obtenues sont composées de coupes ayant l'épaisseur de 3-5-10 μ, ce qui dépend surtout de la paraffine, de l'aiguisage du rasoir et un peu de l'habileté de l'opérateur.

Cette habileté de l'opérateur est surtout mise à l'épreuve quand il s'agit de dissocier les tissus. Un dispositif mécanique utilisant la sonnette électrique a été décrit par moi dans une note de *l'Anatom. Anzeiger* (1912), à laquelle je renvoie le lecteur.

Dans des préparations pareilles, il existe toujours deux ou trois places de choix, où les dispositions cherchées se rencontrent avec une netteté particulière. Pour pouvoir marquer et retrouver ces places, j'ai fait construire (chez Zeiss) un marqueur dont le principe diffère de ceux employés généralement. On trouvera la description de cet appareil dans ma note *Zur Vereinfachung* etc., in *Zeitschrift f. wis. Mikr.*

RÉSUMÉ HISTORIQUE

L'histoire des travaux sur le thymus se divise très naturellement en trois périodes dont chacune est caractérisée par les moyens matériels d'investigation à la disposition des chercheurs et, comme conséquence, la manière dont le problème de l'organe est abordé.

Durant la première période — la « période anatomique » — on étudiait la morphologie macroscopique du thymus, cherchait à décrire et à définir l'organe. Le problème principal de cette période était l'existence affirmée

par les uns, niée par les autres, d'une cavité centrale et de conduits excréteurs.

La seconde période histologique était le temps de recherches sur la structure microscopique de l'organe et son ontogenèse. C'était surtout l'origine et la signification de petites cellules thymiques, la signification des Corps d'Hassal et d'autres formations atypiques qui préoccupaient les chercheurs. L'expérimentation physiologique consistait principalement dans l'extirpation du thymus et des observations sur l'action de son extrait.

La troisième période — cytologique et histophysiologique par excellence — voit enfin aborder l'étude de la structure fine, intracellulaire des éléments thymiques et tâche d'élucider les images obtenues par l'expérimentation systématique dans les diverses conditions biologiques. Les données sur la phylogénie du thymus et la comparaison de son activité dans la série des vertébrés apportent des éléments nouveaux à la compréhension de son rôle biologique.

Nous passerons en revue les principaux résultats acquis par l'étude anatomique, génétique, histologique et physiologique du thymus.

1. Anatomie

Le thymus a été de tout temps connu chez les animaux de boucherie comme le témoigne l'existence dans toutes les langues d'un mot spécial servant à désigner cette partie du corps : θύμος en grec, *thymus* ou *glandium* en latin, « la thyme » (*sic*) « ris » ou « fagoue » en français, « il timo » en italien, « Brisel », « Schweder », « Milchfleisch » en allemand, *Breastglandule, necksweetbread* en anglais, « Brystkertlen » en danois, « Borst-Klier » en flamand, *groudnaia, zobnaia jelieza,* ou vulgo-*slatkoie miasso,* en russe.

Les anciens (*Ruphus d'Ephèse*), les premiers anatomistes (VESALE, BARTHOLIN) connaissaient l'existence de l'organe chez l'homme. VICQ D'AZYR (1792) découvre le thymus sous le sternum de jeunes singes. EMMERT et BURGEATZY trouvent un thymus volumineux, de la grosseur du poumon, chez la jeune chauve-souris ; l'organe, d'après eux, persiste chez l'adulte. MECKEL indique que chez le cobaye le thymus est non thoracique, mais cervical. JACOBSON s'élève contre la confusion entre la glande hibernale et le thymus. HAUGSTEDT étudie en détail l'organe chez le chien, le chat, le hérisson et note son existence

chez plusieurs espèces, tels le cheval, le cerf, le rat, etc. ; il le trouve chez les embryons de porc, de mouton et de bœuf. SIMON décrit l'anatomie du thymus chez les représentants de presque tous les groupes de mammifères, même chez la baleine, l'éléphant, le phoque, les édentés, les monotrèmes.

SIEBOLD ET STANNIUS en 1846 constatent que « chez les Mammifères le thymus ne manque (ou n'est avorté) que chez les marsupiaux ».

L'existence générale du thymus chez les Mammifères était donc reconnue très tôt, mais c'est seulement en 1898 que SYMINGTON et JOHNSTONE complètent ces connaissances en décrivant le thymus des Didelphes.

La connaissance de la structure macroscopique de l'organe avait passé par plus d'errements. DIONIS en 1698 remarque que le thymus présente dans la partie moyenne une cavité qui est pleine de lymphe. MORAND dit que « le thymus est composé de vésicules comme le poumon », opinion partagée par BICHAT ; MECKEL en même temps trouvait « bei Untersuchungen ganz frischer Brustdrüsen, selbst beim blosen Einschneiden und dem leisesten Einblasen von Luft in jedem der beiden Seitenlapfen eine grosse Höhle, bisweilen durch Zwischenwände in mehrere kleinere abgeteilt... » D'autre côté, PORTAL indique que « HEISTER pensoit que le canal excréteur dont il croyait le thymus pourvu, se rendoit à la base de la langue. DU VERNOY disoit l'avoir suivi jusque derrière l'os hyoïde. »

ST.-HILAIRE note l'existence d'un « conduit excréteur » en communication avec la v. sous-clavière gauche et MARTINEAU dit avoir vu après compression du thymus une augmentation de volume du ventricule, d'où il conclut à une relation conductive directe entre les deux organes. COOPER déroule le thymus en un chapelet de grains attachés à un cordon central. Mais HAUGSTEDT et FRIEDLEBEN constatent définitivement l'absence de cavités et de conduits thymiques.

Les vaisseaux sanguins du thymus ont été déjà décrits dans les *Anat. Untersuch.* LUCAE. COOPER indique que ses vaisseaux lymphatiques se déverseraient dans la partie supérieure du canal thoracique. SABATIER et CLOQUET font provenir les nerfs du thymus soit du système grand sympathique, soit d'un petit ganglion cervical et du nerf phrénique.

Des descriptions plus récentes ont été données par WATNEY pour la vascularisation, par SEVERÉANU par les lymphatiques et par BOVERO et HALLION et MOREL pour l'innervation du thymus.

L'existence du thymus chez les Vertébrés inférieurs a été niée autrefois par HAUGSTEDT : « Sola mammalia thymo gaudere mihi videntur... ».

Pourtant Morgagni l'avait déjà décrit chez les Oiseaux sous forme de... « duo, tria vel plura corpora glandulosa », disposés le long du cou, mais les considérait comme glandes lymphatiques. Carus indique comme thymus chez les Lézards et le Crocodile « massam glanduloso-adiposam, in utroque colli latere sitam ». Blasius l'avait vu chez les Serpents... « vasis circa collum situatis adcumbens ». Carus remarquait chez les Batraciens... « organa glandulosa rubicunda in utroque ossis hyoidei latere sita ». Mais chez les Poissons, Norkel considérait comme « analogue » au tymus — la vésicule natatoire... Dans le « Nouveau Manuel » de Siebold et Stannius (trad. franç. 1846) nous trouvons des descriptions déjà très exactes, anatomiquement, du thymus, mais entachés parfois par la confusion avec la glande thyroïde. Ainsi, chez les Oiseaux, les auteurs indiquent la présence presque constante de corps... « petits, arrondis ou allongés, très riches en vaisseaux, situés à côté de la trachée artère... et attachés assez intimement aux carotides ». Chez les Ophidiens... « une glande lobulée et arrondie, qui se trouve au devant du cœur (thyroïde J. S.) et deux autres qui avoisinent les veines jugulaires ».(thymus). Chez les Chéloniens et Crocodiles... « d'autres glandes plus petites au voisinage des vaisseaux du cou ». Chez les Anoures « ... deux petits corps situés près des arcs aortiques et... deux autres plus antérieurs.... « Cependant, pour les Poissons aucune donnée positive n'est mentionnée, bien qu'un des auteurs, Stannius, connaisse l'emplacement du thymus chez les poissons osseux : « au der hinteren Grenze des Schultergürtels, längs der Scapula, auf dem truncus lateralis nervi vagi ». Pour le thymus des Sélaciens, la première description est donnée par Ecker : « .... aussen von den grossen Rückenmuskeln zwieschen diesen und der Kiemenhöhle, hinter dem Spritzloch ; nach oben ist es breit und von einem platten Muskel bedeck, nach unten dringt es keilförmig zwischen Kiemenbögen und Rückenmuskeln. »

Ces études anatomiques chez les vertébrés intérieurs ont été reprises par des auteurs plus récents. Watney et Cuénot décrivent le thymus des Oiseaux de basse-cour. Pensa l'étudie chez un grand nombre de Grimpeurs, Passereaux, Rapaces et Palmipèdes. Chez les Reptiles, l'anatomie du thymus est étudiée par Simon (qui a pris souvent de la graisse pour l'organe) et par Afanassiew. Van-Bemmelen le décrit chez un grand nombre d'espèces de sauriens, quelques ophidiens et chéloniens. La disposition anatomique du thymus des Batraciens a fait l'objet d'études de Lesdig Afanassiew, Maurer et surtout de Bolau qui passent en

revue un nombre considérable d'espèces. Les données de Stannius et Ecker sur l'anatomie du thymus des Poissons ont été précisées par Leydig, Watney, Maurer, Schaffer, Prymak, Frietsche et surtout Hammar. Parker et Bryce ont décrit l'organe chez les Dipneustes et Schaffer a noté son existence chez l'Ammocœtes.

La présence du thymus est donc constatée dans tous les groupes de Vertébrés sans exception.

2. L'organogénèse

C'est le thymus des Mammifères qui a été l'objet des études les plus nombreuses. Kœlliker et Stieda ont indiqué sans préciser l'origine branchiale de l'organe. Ensuite, tandis que Born, De Meuron, Froriep et Mall le voyaient naître au dépens de la partie ventrale de la troisième poche endodermique, His Fischelis, Kastschenko, Piersol et Prenant croyaient également à la participation de l'ectoderme de l'invagination correspondante (sinus précervical). Plus récemment Verdun et Zuckerkandl tendent à considérer l'origine endodermique comme exclusive, tandis que Rabl, Ruben et Zottermann, ainsi que Maximoff sont pour la participation plus ou moins active de l'élément ectodermique. Prenant et Groschuff indiquent en plus l'existence d'un métamère thymique de la quatrième fente branchiale et Roud croit à l'origine exclusivement ectodermique de l'organe.

Chez les Oiseaux il existe en plus une incertitude concernant le nombre des fentes qui donnent origine au thymus, bien qu'une seule espèce — le poulet — ait servi d'objet de la plupart d'études. Pour De Meuron c'est la région dorsale de la troisième poche et la région ventrale de la troisième et quatrième. Van Bemmelen voit le thymus se former au dépens des troisième et quatrième poches, tandis que l'ébauche qui se forme à la deuxième s'atrophie. Mall décrit la partie dorsale de l'endoderme de la troisième poche comme seule donnant naissance au thymus. Pour Kastschenko, ce sont trois ébauches endodermiques des troisième, quatrième et cinquième poches et deux ébauches ectodermiques des troisième et quatrième invaginations qui prennent part à la constitution de l'organe. Verdun voit naître le thymus à la partie dorsale et supérieure de l'endoderme des troisième et quatrième poches. En 1913 Helgesson étudie son organogénèse chez le moineau et le fait provenir de l'endoderme de la troisième poche, exclusivement. La même constatation est faite par Hamilton chez le canard.

Les opinions sont moins partagées en ce qui concerne l'organogénèse du thymus des Reptiles ; chez les sauriens, De Meuron le voit naître dorsalement aux deuxième, troisième et quatrième poches ; Van Bemmelen de même aux deuxième et troisième poches. Les mêmes poches donnent naissance au thymus d'après Maurer, mais la troisième fournit, hormis la dorsale, également une ébauche ventrale. Prenant et St-Rémy constatent aussi la provenance des deuxième et troisième poches. Les mêmes auteurs sont en concordance avec Van Bemmelen en ce qui concerne le lieu de naissance du thymus des ophidiens : c'est la quatrième et la cinquième poches. Seul le dernier auteur a étudié l'origine du thymus chez les chéloniens où l'organe naît à la troisième poche ; l'ébauche de la deuxième disparaît ensuite.

Encore plus concordantes sont les données sur l'organogénèse du thymus des Batraciens anoures. Gœtte, De Meuron, Maurer, Stör et Drüner voient son origine dans la partie dorsale de la deuxième poche, l'ébauche de la première n'arrivant pas à ce développer. Quelques divergences existent en ce qui concerne les urodèles : Maurer décrit la formation d'ébauches thymiques endodermiques à toutes les fentes branchiales, mais, tandis que les deux premiers s'atrophient, l'organe se forme au dépens des trois derniers. Pour Livini — chez les *salamandrines* — il n'y a que la cinquième qui donne l'organe définitif. Drüner confirme la description de Maurer chez *Siredon*, mais d'après lui l'ectoderme prend part à la constitution du thymus.

L'embryogénie du thymus a été étudiée chez les Sélaciens par Dohrn, qui note l'existence d'une série d'ébauches endodermiques, décroissantes d'avant en arrière et disposées du côté dorsal de chaque fente branchiale. Chez les squales, la quatrième et la cinquième s'atrophient ; chez les raies, les ébauches sont non solides, mais vésiculeuses et la cinquième dégénère. Von Bemmelen et De Meuron confirment la description de Dohrn, mais Froriep croit à la participation de l'ectoderme, ce qui est contesté par Antipa. Beard modifie quelque peu les données de Dohrn en notant l'absence d'atrophie chez les raies et la formation d'ébauches creuses chez les squales. Maximoff indique l'existence d'un thymus rudimentaire de l'évent.

C'est à Maurer qu'on doit la connaissance du développement de l'organe chez les Téléostéens ; il naît par quatre ou cinq ébauches branchiomères, qui se confondent en une masse unique. Ces observations sont confirmées par Nussbaum et Prymak et par Hammar. Ce dernier auteur,

avec Ankarsvart, étudie le développement du thymus chez les ganoïdes où l'organe est primitivement indivis.

L'organogénèse du thymus est donc connue dans ses traits généraux pour les cinq grandes classes de Vertébrés. Il subsiste de l'incertitude concernant la participation de l'ectoderme à la constitution de l'organe et les données sont quelque peu contradictoires en ce qui concerne le nombre de fentes branchiales qui donnent naissance au thymus chez les Vertébrés inférieurs.

3. Histologie et Histogénèse

Plusieurs questions se posent à l'esprit de l'observateur, qui a devant lui une préparation de thymus : quelle est l'origine et la signification des petites cellules thymiques ? La nature du réticulum ? Celle des corps d'Hassal ? Que signifient les autres formations atypiques du thymus, auquelles on a donné les noms de myoïdes, cellules géantes, cystes ? Existe-t-il une granulopoièse ou hémopoièse dans l'organe ?

Je résumerai les opinions des auteurs sur ces diverses questions :

1° Les petites cellules thymiques. — Pour les premiers histologistes qui ont étudié le thymus, il était hors de doute que les petites cellules thymiques devaient être considérées comme de vrais lymphocytes, pareils à ceux que l'on trouve dans les autres organes lymphoïdes (His, Stieda). Mais cette opinion devait bientôt rencontrer la contradiction ; toute une série d'auteurs, Tourneux, Herrmann, Prenant, Maurer, Schultze, Beard, Stöhr, Nussbaum, Prymak, Cheval, Ghika, Dustin se mettent à défendre l'hypothèse de la transformation directe des cellules de l'ébauche épithéliale en petits « thymocytes » présentant seulement un aspect lymphoïde, mais nullement homologues aux vrais lymphocytes. Pour Beard, toutefois, le thymus épithélial est le lieu d'origine primaire et exclusive de tous les « lymphocytes » du corps. Pour Retterer, les cellules lymphoïdes du corps proviennent normalement des épithéliums, entre autres de celui du thymus.

Cette théorie d'origine épithéliale des lymphocytes ne devait pas prévaloir longtemps. Après quelques hésitations, Hammar revient à l'ancienne théorie : celle de la vraie nature lymphoïde des petites cellules thymiques, théorie défendue par Von Ebner, Ver Eecke, Schaffer et Lewis. Dans une série d'études histogénétiques, Maximoff apporte les arguments nécessaires, en décrivant les images d'immigration de lymphocytes dans l'é-

bauche épithéliale. Ceci est confirmé pour les oiseaux et reptiles par Dantchakowa. Tout en constatant l'existence de l'immigration, Salkind note la formation des lymphocytes *in loco* au dépens d'éléments connectifs du thymus. Peu à peu, un revirement se produit, et malgré l'opinion de Dustin, qui se refuse « à voir dans les petites cellules de vulgaires lymphocytes », la majorité d'histologistes commence à les considérer comme tels.

2° La trame de l'organe. — Quatre opinions sont représentées par les auteurs. Les anciens histologistes, même Watney, considéraient le réticulum de l'organe comme identique à celui des ganglions lymphatiques, c'est-à-dire connectif. La découverte de l'origine épithéliale de l'organe a eu pour conséquence la théorie de la nature exclusivement épithéliale de la trame thymique, telle est l'opinion de Prenant, Beard, Rabl, Stöhr, Hammar, Mietens, Maximoff. D'autre côté, des auteurs tels que His, Stieda, Dohrn, Maurer, Shultze, Nussbaum et Primak, Dustin reviennent à l'ancienne théorie et croient que les éléments épithéliaux disparaissent presque complètement, tandis que le réticulum que l'on observe est d'origine secondaire, connective. Enfin, la quatrième opinion est représentée par Von Ebner, Van Bemmelen, Ver Eecke, Schaffer et Salkind qui constatent l'existence d'une double trame en partie épithéliale, en partie connective.

L'étude de la structure fine des cellules de la trame de l'organe est peu avancée. Hammar y décrit des différenciations fibrillaires. Pensa et Ciaccio notent l'existence de structures intracellulaires et de granulations. Salkind indique l'existence d'un appareil mitochondrial dans les cellules du thymus et le décrit en détail chez les mammifères. Pappenheimer constate l'existence de mitochondries chez la grenouille.

3° Les corps d'Hassal. — Pour certains auteurs, ces formations sont d'origine épithéliale, pour d'autres, d'origine connective. Les premiers les font provenir soit des restes de l'ébauche épithéliale primitive (His, Krause), ou d'inclusions para-thyroïdiques (Beard), soit d'une modification locale du réticulum épithélial (Prenant, Hammar, Maximoff, Regaud et Crémieux, Jolly et Levin). Les seconds, parmi lesquels nous trouvons les anciens histologistes Kœlliker, Jendrassik, Ranvier, Afanassiew et plus récemment — Nussbaum, Machowsky, Prymak, Dustin — font provenir les corps d'Hassal soit de vaisseaux oblitérés, soit d'autres éléments connectifs du thymus.

La signification des corps d'Hassal est simple pour les partisans de

la théorie connective : ce sont des « cicatrices vasculaires « ou des produits d'évolution atypique d'éléments connectifs. Des théories plus complexes ont été mises en avant par ceux qui voient dans les corps d'Hassal des formations épithéliales : certains auteurs veulent y avoir constaté la production de lécithine (CIACCIO), graisse et chaux (HERXHEIMER), mucus (MONGUIDI), substance cornée (KOHN), éléidine (LETULLE et NATHAN-LARRIER), colloïde (KŒLLIKER, CAPOBIANCO). D'autres les considèrent comme des organes de sécrétion thymique (VER ECKE), ou des centres de destruction du réticulum (REGAUD et CRÉMIEUX) ou enfin comme des produits d'autolyse fonctionnelle (SALKIND).

4º LES MYOIDES ET AUTRES FORMATIONS ATYPIQUES. — Les mêmes opinions diverses qui ont vu le jour à propos des corps d'Hassal se manifestent à propos des cellules géantes et des cystes, ciliés ou non, que l'on rencontre dans le thymus. Pour les uns, ce sont des modifications de l'épithélium (HAMMAR), pour les autres, des formations connectives (DUSTIN). L'étude de leur signification est encore moins avancée que celle des corps d'Hassal. La plupart des auteurs se contentent de les considérer comme produits de dégénérescence localisée du parenchyme thymique, seul CHEVAL croit que les cavités thymiques proviennent d'une « retransformation » de lymphocytes en épithélium.

Les myoïdes du thymus ont été vus pour la première fois par LEYDIG. FLEISCHL les considérait comme éléments nerveux, AFANASSIEW comme restes de hématies, MAYER comme sarkolytes. La question de leur origine est controversée ; pour PENSA, ils sont exogènes et pénètrent l'ébauche thymique durant son développement ; la même opinion est représentée par WASSJUTOTSCHKIN. WEISSENBERG croit à une pénétration tardive d'éléments myoïdes, HAMMAR, au contraire, voit dans les myoïdes des cellules épithéliales à différenciation musculaire. D'autre côté, DUSTIN ne doute pas que ces éléments proviennent du tissu conjonctif qui, périodiquement, envahirait l'organe chez les vertébrés inférieurs.

5º HÉMOPOIÈSE ET GRANULOPOIÈSE. — La plupart des auteurs répondent négativement à la probabilité d'une formation de globules rouges dans le thymus ; seul GHIKA croit l'avoir constatée en certains cas. Au contraire, la formation de granulocytes (éosinophiles) dans le thymus a été observée par SCHAFFER, WEIDENREICH et ses élèves. SCHAFFER a également observé la formation de plasmazellen qui, pour lui, proviennent des lymphocytes de l'organe. D'autres constatations de granulopoièse ont été faites dans des cas pathologiques et chez l'homme.

4. Physiologie

Toutes considérations d'ordre médical étant étrangères à ce travail, je laisserai de côté les descriptions qui ont pour objet la pathologie du thymus ou sa pharmacodynamie chez l'homme. D'ailleurs, c'est surtout à l'expérimentation sur les animaux de laboratoire que nous devons le peu qui est connu de la physiologie du thymus.

Les opinions des anciens auteurs sur le rôle du thymus se trouvent résumées chez Haugstedt et j'en reproduis quelques-unes : Le thymus était présumé... « succum nerveum depurare, » — « glandulam esse salivalem », — « calorem animalem procreare », — « liquorem pericardii secernere », — « organa generationis in superiori corporis parte representare », — « pulmones comprimendo soporem fœtus atque animalium hybernantium sustinere », — et même — « esse apparatum branchialem in embryo... »

Deux voies ont été suivies par les expérimentateurs modernes. La majorité avait recours à l'extirpation de l'organe ayant en vue de déterminer son rôle physiologique par l'interprétation des phénomènes négatifs qui seraient provoqués par son absence ; la minorité empruntait un autre chemin en étudiant les modification de l'organe en place sous l'influence d'interventions expérimentales. Ces deux méthodes ont été complétées par l'étude de l'action de l'extrait ou des greffes thymiques et par l'analyse biochimique de l'organe.

1° Thymectomie. — Le premier qui pratiqua la thymectomie fut Restelli (1845). Il a opéré des veaux, des moutons et des chiens, mais sur ses 98 sujets, 6 seulement ont vécu d'une à trois semaines, les autres mouraient durant l'opération. Les survivants présentaient comme phénomène principal une faim inextinguible. Ensuite, Friedleben opérait des chèvres et des chiens ; il était plus heureux, car certains de ses chiens sans thymus vivaient de trois à quatre mois ; les animaux maigrissaient fortement et présentaient un appétit anormalement fort. Friedleben constatait parfois un retard dans l'ossification des os longs. Il pratiqua aussi des thymectomies et splenectomies simultanées, ce qui hâtait l'apparition de phénomènes morbides et de la mort. Il avait déjà pu remarquer, surtout chez les chèvres, que le moindre reste de l'organe suffisait pour sa reconstitution, après quoi les animaux devenaient complètement normaux.

Plus récemment, de nouvelles expériences ont été entreprises par

Langerhans et Saveliew ; leurs lapins ne se ressentaient nullement des suites de l'opération. Le même résultat négatif a été obtenu par Glück sur des lapins et des chiens.

Tarulli et Lo Monaco thymectomisaient des chiens et des poulets. Leurs chiens se passaient également très bien du thymus, mais présentaient pourtant, durant quelque temps, une faim pathologique, de l'hyperleucocytose avec éosinophilie, de la perte de poils et quelques phénomènes rachitiques. Chez les poulets, au contraire, l'opération était suivie de mort rapide quand elle était complète ; quand on n'enlevait qu'un thymus du poulet, celui-ci se remettait complètement au bout de quelque temps ; des résultats analogues ont été obtenus dernièrement chez le poulet par Coutière.

Les lapins et les chiens thymectomisés de Carbone ne présentaient aucun phénomène pathologique, sauf une légère azoturie. Au contraire, Petrone et Bagala voyaient chez les mêmes animaux se produire, par suite d'ablation de l'organe, des anémies mortelles.

Ensuite, Ghika constatait aussi l'influence morbide de la thymectomie. La plupart des chats et lapins qu'il avait opérés maigrissaient progressivement et mouraient de cachexie. Mais d'autres, au contraire, supportaient bien la privation de thymus. De nouveau, Cozzolino ne remarquait rien d'anormal (sauf une résistance amoindrie envers la toxine diphtérique) chez le lapin thymectomisé. Un résultat négatif pareil a été noté par Swale-Vincent, Patton et Gooddal chez le cobaye, par Sinnhuber chez le chien. Fischel reprend les expériences sur la chèvre, le chien et le lapin et arrive au même résultat négatif. Ses animaux ne souffrent nullement de l'absence de thymus. Un autre expérimentateur, Basch, publie des observations diamétralement opposées : ses chiens thymectomisés présentaient une série de symptômes dont les plus saillants consistaient dans un retard dans l'ossification, une friabilité générale des os ; un amaigrissement et une sorte de crétinisme étaient également notés. Mais, d'après cet auteur, tous ces symptômes finissent par s'amender. Telle n'est pas l'opinion de Klose et Vogt qui avaient fait subir la thymectomie à 54 chiens. La mort, au bout de 7 à 24 mois, est le résultat constant de la thymectomie. Les animaux passent par un « stadium adipositatis » suivi d'un « stadium cachecticum » qui finit par « l'idiotia thymica » et le « coma thymicum ». Les os sont lésés comme dans les expériences de Bach et on constate une certaine dégénérescence de la substance des centres nerveux.

Hart et Nordmann sont arrivés à des résultats pareils : pour eux également l'extirpation totale, mais non l'extirpation partielle, a pour suite une lente consomption. L'organe serait en rapport avec l'assimilation nutritive et avec la régularisation de la pression sanguine. Soli et Zeiler ont formulé des données contradictoires en ce qui concerne le nombre de leucocytes du sang après la thymectomie. D'après Lampe le nombre de lymphocytes proprement dits est diminué.

Tout récemment, Pappenheimer obtient de nouveau un résultat complètement négatif avec des rats thymectomisés ; il est vrai qu'il n'enlevait pas le thymus cervical existant chez cette espèce.

Abelous et Billard en enlevant le thymus chez les grenouilles ont cru constater une intoxication rapidement mortelle avec paralysie, décoloration et ulcération de la peau. Le sérum de l'animal sans thymus se montrait toxique injecté à l'animal normal. Pourtant, Ver Eecke opérant sur les mêmes batraciens n'obtenait aucun phénomène d'intoxication. Le résultat de Hammar a été aussi totalement négatif. D'autre côté, Pari constatait chez les grenouilles thymectomisées des phénomènes de caractère septique et une moindre résistance à l'infection.

2° Le thymus chez l'animal soumis a l'expérimentation. — Calzolari et Hammar ont châtré des lapins, chiens et chats et ont constaté un retard dans l'involution du thymus. Henderson voit chez le bœuf que le thymus persiste plus longtemps après la castration. Ces résultats ont été confirmés chez le cobaye par Paton et Gooddal.

Cadéac et Guinard ont vu le thymus augmenter de volume chez les moutons thyroïdectomisés ; Hoffmeister, chez le chien ; et Gley confirme cette observation en ce qui concerne le lapin. Boccia décrit des modifications compencatrices du thymus après l'extirpation de la thyroïde et des parathyroïdes ; Ascoli et Legnani, après l'excision de l'hypophyse. D'après Basch, au contraire, la privation d'un de ces organes a pour suite la diminution du volume des autres.

L'étude du thymus chez l'animal soumis au jeûne a été faite par Johnston, Hammar, Jolly et Levin, qui ont constaté une diminution notable de son volume, due surtout à la disparition des lymphocytes.

Rudberg, Aubertin et Bordet, Beclère et Pigache, Regaud et Crémieu ont étudié l'action des rayons de Röntgen sur le thymus, qui consiste également dans une destruction des lymphocytes.

Svehla étudie l'action de l'extrait diversement préparé du thymus de bœuf, cochon ou chien qui produisent une paralysie des vasoconstric-

teurs. D'après Adler, on trouve en même temps une augmentation d'adrénaline dans le sang. Gouin et Audouard indiquent une augmentation de l'urée excrétée après injection d'extrait thymique chez le mouton.

Ayant nourri des animaux avec le thymus, Minkowsky a constaté dans l'urine une augmentation d'acide urique et la présence d'un corps se rapprochant de l'allantoïne. Une azoturie a été notée également par Charrin chez le chien thymophage, et en plus, un ramollissement des côtes. Ajoutons que Dustin a fait des essais de greffe thymique et Pappenheimer a réussi à le cultiver *in vitro*, ainsi que, tout récemment, Vassén.

3° Constitution chimique de l'organe. — Nous trouvons chez Gauthier l'analyse faite par Oidtmann d'un thymus de chien de 14 jours : « Eau 807, matières organiques 192,7 ; sels minéraux 0,20. » Les cendres contiennent du phosphate de potasse et de magnésie chez les jeunes animaux, s'enrichissent plus tard en sels de soude.

Huiskamp donne la composition suivante du thymus en albuminoïdes : Calcium-nucléohistone 64, 4 % ; nucléoprotéides 18,7 % ; autres albuminoïdes 11,9 %. Il considère le premier comme étant contenu dans les noyaux ; les secondes, dans le plasma des cellules et les troisièmes comme étant en solution dans le liquide intercellulaire.

C'est surtout la présence de ferments qui a été étudiée en ces derniers temps : Kutscher trouve de la trypsine dans le thymus, Conradi parle aussi d'un ferment protéolytique de l'organe, Araki le considère comme une nucléase, Jones constate qu'il décompose les nucléoprotéides et est plus actif en milieu acide. Poulain et Rovere trouvent des traces de lipase et lécithase et plusieurs auteurs (Rhodin, Kaschiwabara, Marshall) étudient l'autolyse du thymus *in vitro*.

Plusieurs hypothèses ont été mises dernièrement en avant pour expliquer le rôle biologique du thymus. Je ne mentionnerai que celle de Klose et Vogt, qui voient dans le thymus un organe préposé à la neutralisation de l'acide phosphorique et celle de Dustin, qui y voit le centre d'élaboration des nucléines de l'organisme.

Le lecteur trouvera un exposé détaillé des travaux sur la morphologie, histologie et genèse du thymus dans les « 50 Jahre Thymusforschung » de Hammar, et un résumé des travaux de physiologie expérimentale chez Klose et Vogt, « Zur Klinik u. Biologie d. Thymusdrüse ». Un compte rendu annuel de *thymologie* est publié par les soins de Hammar dans le « Zentralblatt f. experimentelle Medizin ».

PREMIÈRE PARTIE

Thymus des Mammifères

A. CARNASSIERS.

Chap. I. Morphologie générale

§ 1. — Anatomie

En qualité « d'espèce type » des carnassiers, je décrirai le Chien dont j'ai pu étudier un très grand nombre d'individus provenant de la Fourrière municipale de Marseille (Directeur M. le Dr Gourret).

Le trait dominant de l'anatomie du thymus chez le chien est la grande variabilité de la forme, du volume, du poids et même, à un certain point, de l'emplacement de l'organe. L'âge, l'état physiologique de l'individu influencent nettement ces données; mais, malgré cela, l'autopsie seule décide en dernier lieu si l'on a devant soi un animal à thymus volumineux ou non, central ou senestre, à cornes développées ou à prolongements courts. Cette variabilité a été déjà constatée par Haugstedt et par Baum.

Adressons-nous donc au thymus du chien nouveau-né, présumé n'avoir subi aucune atteinte anormale durant la vie intra-utérine. Si, après section bilatérale des côtes et incision correspondante du diaphragme, on relève le plastron sternal, on voit en avant du cœur une masse irrégulière, blanchâtre et lobulée ; ses bords sont bien définis, mais l'ensemble ne se prête à aucune comparaison géométrique simple. L'organe occupe tantôt une place médiane, directement sous le corps du sternum, tantôt il est asymétrique et senestre, jamais dextre ; un sillon longitudinal le divise en un « thymus droit » et un « thymus gauche » non seulement accolés latéralement, mais partiellement superposés dans le sens dorso-ventral.

Les deux thymus envoient chacun vers la naissance du cou un prolongement plus ou moins volumineux, qui en constitue la seule partie que l'on puisse apercevoir sans avoir pratiqué l'ouverture de la cage thoracique.

Dans sa loge idéale — le médiastin antérieur — l'organe voisine avec l'aorte et le tronc innominé, la veine cave supérieure et les artères, et les veines sous-clavières et mammaires internes ; sa partie crâniale touche les

veines jugulaires et les carotides. Les nerfs vague et phrénique passent à proximité et un nombre variable de ganglions lymphatiques est adjacent à sa face interne.

Si après le scapel on a recours à la loupe, on constate que, hormis le grand sillon qui en fait un organe pair, la surface du thymus porte d'autres sillons de plus en plus fins qui lui donnent son aspect lobulé et mamelonné. Ses divisions — lobes et lobules — ne correspondent à rien d'essentiel dans la structure de l'organe. On a figuré souvent des thymus « déroulés » en forme d'une sorte de chapelet, dont le cordon central soutient des grappes de lobules disposés en pas de vis ; ce n'est qu'en détruisant à volonté les connexions entre les lobules qu'on arrive à former un axe artificiel du groupe de gros vaisseaux qui se ramifient dans l'organe. Une dissection soignée montre chaque lobule comme représentant une simple excroissance d'un autre, ce qui se vérifie sur les coupes macroscopiques. Une substance centrale indivise ne se voit que chez l'embryon, tandis que plus tard chaque lobule tend de plus en plus à s'individualiser en s'arrondissant et donnant à son tour naissance à de nouvelles excroissances. Les divisions ultérieures de l'organe sont déjà du domaine du microscope ; chaque lobule comprend un nombre variable de follicules également unis les uns aux autres ; dans les follicules on distingue une zone centrale claire « moelle » et une zone périphérique foncée « écorce ».

Si, au lieu d'un chien nouveau-né, nous étudions un animal adulte, nous constatons un aspect tout autre du thymus : tantôt sa place est occupée par de la graisse consistante dans laquelle on est obligé de rechercher les îlots épars de substance thymique ; tantôt la graisse manque et les îlots thymiques sont entourés par une « mousse » de tissu cellulaire lâche et aérifère. Les prolongements cervicaux manquent le plus souvent et toute distinction entre thymus « gauche » et « droit » devient impossible. Je n'ai jamais, pourtant, trouvé de chien, si âgé fût-il, qui n'eût au moins quelques parcelles de tissu thymique ; il est vrai que celui-ci n'est reconnaissable qu'à l'examen microscopique.

La même disposition anatomique que chez le Chien se retrouve chez le Chat et le Furet. Toutefois les prolongementscervi caux sont plus fortement accusés chez le chat et, à l'état adulte, il n'est pas rare d'en retrouver des grains isolés le long du cou. Chez le furet, au contraire, l'organe est disposé bas, en recouvrant une partie du cœur, et les cornes crâniales sont rudimentaires.

§ 2. — La capsule thymique

Une enveloppe fibreuse et assez résistante entoure le thymus. Il ne faut la confondre ni avec les séreuses médiastinales, auxquelles elle est souvent accolée, ni avec le péricarde, qui se soude parfois intimement avec elle. Sa consistance spéciale et le fait que l'on peut l'enlever comme une sorte de pellicule (en partie, au moins) individualise cette enveloppe en une vraie « capsule thymique ». Au niveau des divisions de l'organe, la capsule s'infléchit en une partie de son épaisseur et pénètre ainsi à l'intérieur du thymus. Elle est composée d'un tissu connectif bien défini, contenant, sauf les fibres conjonctives, des cellules étoilées et des fibrilles élastiques. On a nié la présence de ces derniers éléments dans l'enveloppe du thymus et dans les travées qu'elle constitue au niveau des divisions. En effet les colorants électifs de la substance élastique colorent mal ces fibrilles. Pourtant, en employant le Bleu de Méthylène vital, on voit ressortir des éléments possédant le port caractéristique et la réfringence des fibres élastiques (fig. 1).



Fig. 1.
Capsule thymique, col. au Bleu de Méthylène. Apochromate 2 mm. Oc. comp. 6, de *Zeiss*.

On peut distinguer deux couches dans la capsule thymique. Une, externe, — de structure plus dense, contenant peu de cellules libres, mais surtout des fibres conjonctives — fait le tour de l'ensemble de l'organe et joue le rôle de membrane protectrice. C'est cette pellicule qui se laisse enlever et qui, par suite d'adhérences fortuites, s'unit par place intimement avec les parois de la loge thymique. Ses faisceaux de fibres conjonctives constitués ne lui permettraient pas de suivre fidèlement les variations de volume de l'organe, n'était sa richesse relative en fibrilles élastiques, qui semble obvier à cet inconvénient.

La seconde couche, de structure moins serrée et plus riche en population cellulaire mobile, épouse les courbures multiples de la surface du thymus et prend la principale part à la constitution des travées internes ; c'est elle surtout qui, en s'infléchissant, entoure et suit les vaisseaux et les nerfs qui pénètrent dans l'organe ; elle constitue le milieu *intermédiaire* où se jouent les phénomènes de diapédèse, de migration et d'échange cellulaires entre l'organe et son système d'irrigation.

Nette dans la partie libre thoracique du thymus, la capsule se confond du côté des prolongements cervicaux avec le tissu connectif indifférencié de cette région ; on pourrait donc parler d'une sorte de poche dans laquelle est inclus et appendu le thymus.

§ 3. — Les vaisseaux sanguins

Je les ai observés chez le chien et le chat soit par le procédé d'injection totale, soit en fixant au Muller l'organe ligaturé, ou encore en mettant à profit l'imprégnation de capillaires que donne la méthode de Golgi dans les pièces surdurcies.

Dans les coupes provenant des pièces ligaturées, on constate que, tout en étant exceptionnellement riche, la vascularisation du thymus est à circuit fermé. On ne voit nulle part des « extravasats physiologiques », des hématies librement distribuées au sein de l'organe, comme cela a lieu dans la rate ou les ganglions. C'est surtout en utilisant la coloration d'Altmann, avec faible différenciation, qui donne une teinte rutilante aux hématies, que l'on se rend compte de la continuité absolue des voies sanguines dans le thymus.



Fig. II. Thymus de Chien, injection vasculaire. Obj. C, Oc. 2.

En étudiant les pièces injectées, on se fait l'idée suivante du parcours des vaisseaux sanguins : venant de l'artère mammaire interne (accessoirement de la sous-clavière, et de la mammaire externe), les grosses artérioles se trouvent dans la partie antéro-médiane de l'organe. En se divisant de plus en plus, les artérioles suivent les travées principales et pénètrent à un moment donné dans l'épaisseur de la masse thymique : de circumthymique, leur parcours devient intrathymique, dans ce sens qu'elles continuent à cheminer en empruntant les continuités naturelles entre les lobules. Chaque groupe de lobules cohérent est fourni par les embranchements du même vaisseau de petit calibre. Entrée dans le lobule par son point d'union — qui

mérite le nom de hile, — l'artériole se résout en capillaires et ceci de deux manières différentes à la fois : ses embranchements pourront se diviser progressivement et irrégulièrement en un nombre variable de rameaux et ramuscules, se dirigeant vers la périphérie, où ils pourront donner naissance à des faisceaux fournis, à des « pinceaux » de capillaires (fig. II).

Macroscopiquement et sur le frais ils se présentent comme des petites taches quasi-hémorragiques, auxquelles le thymus doit son aspect plus ou moins rosé ; leur rôle n'est certainement pas à négliger, car les capillaires qui les constituent sont de finesse extrême et leur multiplicité donne, par place, lieu à des réseaux supérieurs en densité à celui du foie. Cet aspect des « pinceaux » n'est pas dû à des extravasats artificiels comme le croyait WATNEY[1] : on les voit également dans les pièces non injectées provenant d'un thymus congestionné. Au contraire, l'injection ne remplit qu'imparfaitement les capillaires des «pinceaux», car la masse emprunte plus facilement la voie moins encombrée et plus directe des capillaires radiés.



FIG. III. Capillaires du thymus (Chien) imprégnés par la méthode de Golgi. Obj. C. Oc. 4

Le retour veineux s'effectue par un tout autre chemin. Les capillaires collecteurs se dirigent immédiatement à la périphérie, on ne les voit qu'exceptionnellement sortir par le hile. Ils tombent dans une veine marginale qui contourne en partie le lobule et se rend ensuite dans l'épaisseur des travées conjonctives, où les veines cheminent à côté des artères. Elles aboutissent à la veine mammaire interne, ou — à la partie supérieure de l'organe — à la veine jugulaire. Chez le chat j'ai vu un abouchement

1. .. « extravasations occure only in the medullar portion ; and the fluid if it be carmin & gélatine is found as a coloured reticulum between the cells. »

occasionnel avec la veine mammaire externe, ce qui semble être rare chez le chien.

On a défini comme lieu d'épanouissement des capillaires une certaine région du follicule thymique; cette région serait la limite entre la « moelle » et l'« écorce » du follicule. Pour moi, la vascularisation de l'organe ne permet d'y distinguer aucune partie spécialement favorisée : si l'on trouve les « pinceaux » de préférence dans les parties centrales d'un lobule, son extrême périphérie même ne manque pas de voies d'afflux sanguin et les imprégnations à l'argent la montrent criblée de vaisseaux (fig. III).

Watney décrit des artères pénétrant directement dans la périphérie du lobule, sans passer par le hile. Je n'ai pas vu les points précis de cette pénétration chez le jeune chien, mais on les voit sur les coupes d'embryons : en pénétrant dans l'organe le tissu connectif ouvre le chemin aux vaisseaux et ceci à n'importe quel point de l'ébauche thymique.

§ 4. Les lymphatiques

L'étude des voies et espaces lymphatiques du thymus présente certaines difficultés techniques ; la cause consiste dans le fait que le nombre de voies lymphatiques est relativement faible, tandis que les sinus lymphatiques possèdent une capacité inaccoutumée. On conçoit que dans ces conditions la masse injectée se distribue très irrégulièrement et que l'injection forcée donne plus souvent une éponge de gélatine avec des inclusions thymiques, qu'un organe injecté. Le liquide de Renaut, d'autre côté, ne réussit qu'à fixer et argenter en partie les voies de pénétration sans permettre de se rendre exactement



Fig. IV. Imprégnation de l'endothélium des espaces lymphatiques interfolliculaires. Injection de liquide de Renaut. Obj. C, Oc. 2.

compte du volume et du mode de distribution des espaces lymphatiques.

Néanmoins, on arrive à reconstituer l'image suivante : les voies d'accès de la lymphe sont des vaisseaux lymphatiques cheminant dans la capsule, et des interstices lymphatiques à paroi propre, endothéliale, disposés dans son épaisseur. Cet endothélium, non identifiable sur coupes, s'argente dans les préparations étalées, en montrant la disposition caractéristique en feuilles de chêne de ses limites cellulaires (fig. IV). Ces espaces lymphatiques de la capsule sont en relation avec des formations analogues disposées à l'intérieur des travées.

On voit également que des vaisseaux sanguins de calibre moyen, cheminant dans le lobule, sont entourés de *manchons* lymphatiques, visibles non seulement sur coupes, mais également dans les pièces injectées, sous forme d'anneaux. Les manchons lymphatiques finissent simplement, une fois arrivés au point où le vaisseau s'épanouit en capillaires, et déversent leur contenu directement dans le sein du lobule, qui devient ainsi un vaste sinus lymphatique. Tous les éléments du thymus baignent dans un flot de lymphe continuellement renouvelé, ce qui constitue un état doublement intéressant au point de vue de l'histophysiologie de l'organe, et en ce qui concerne le mode de renouvellement de ses éléments instables. On pourra ainsi s'expliquer la rareté relative d'images définies — « grains » — de sécrétion que l'on constatera dans l'organe, par comparaison avec les glandes plus complexes au point de vue de vascularisation lymphatique, tels le pancréas ou les glandes surrénales. Entourés de lymphe de partout, les éléments sécréteurs du thymus voient leurs grains de sécrétion se dissoudre presqu'immédiatement après l'achèvement de leur élaboration.

Le courant lymphatique possède une direction, même dans chaque lobule pris isolément ; il suffit d'étudier une pièce injectée pour se rendre compte que ce sont les parties centrales des lobules qui reçoivent la masse les premières ; de même, les injections de Carmin d'Indigo colorent en premier lieu le centre des follicules pour s'étendre ensuite à la périphérie, puis, remplir les conduits lymphatiques qui aboutissent aux ganglions périthymiques. Le courant a donc une direction centrifuge dans le lobule considéré isolément. Or, les éléments libres du thymus sont médiocrement mobiles par eux-mêmes ; le brassage de ces éléments par le courant lymphatique joue le rôle principal dans leur distribution, et par là dans la morphologie et physiologie du follicule.

§ 5. — Les nerfs

La dissection et les coupes d'embryons montrent le thymus comme étant sous la dépendance nerveuse du nerf vague. On a constaté également les relations avec le système sympathique. Le parcours des filets dans l'organe ne peut être suivi qu'à l'aide de colorations électives. Le Bleu de Méthylène vital montre que les nerfs commencent par cheminer dans les travées à côté des vaisseaux, puis pénètrent entre les lobules et entrent par leur hile ou s'épanouissent à leur superficie en un riche réseau. Celui-ci est mis assez facilement en évidence par cette méthode, mais ne se colore bien que par première intention : si on laisse pâlir cette coloration première — qui a lieu presque immédiatement après l'application du Bleu, — l'oxydation secondaire teint également d'autres éléments.



Fig. v. Distribution superficielle des nerfs, thymus de Chien. Obj. C, Oc. 2.

Chaque lobule est innervé par une ou plusieurs branches se distribuant aux follicules qui le composent ; la figure v donne une idée du mode de leur distribution à la superficie du lobule. Ces arborisations pénètrent également comme on peut le voir sur coupes dans l'épaisseur de l'organe où ils finissent librement.

A.

B.

Fig. vi. Terminaisons nerveuses dans un thymus de Chien nouveau-né ; A. — méthode de Golgi ; B. — Bleu de Méthylène. Apochr. 2 mm. Oc. comp. 6.

D'autres formations nerveuses se rendent directement dans l'intérieur des follicules avec les artères. Ils se colorent plus difficilement et seulement par injection de l'animal entier avec le Bleu. Chez le chien nouveau-né, on

voit alors, sur coupes à la gomme-gélatine molybdatée, des filets qui entrent par le hile du follicule pour se terminer dans son centre par des fins rameaux portant des renflements en bouton. Ces mêmes formations s'imprègnent aussi par la méthode de Golgi (2 j. ½ de Bichromate-Osmium chez le chien nouveau-né, fig. VI).

En ce qui concerne le caractère des éléments qui sont innervés par ces diverses formations, il semble que les arborisations superficielles doivent être considérées comme des filets vasomoteurs de préférence, vu leurs relations intimes avec les capillaires ; ceux du centre du follicule pourraient avoir une fonction plus spécifique, car ce sont eux qui innervent surtout les éléments syncytiaux de l'organe, dont nous parlerons dans le chapitre suivant.

CHAP. II. — **Éléments constitutifs.**

§ 6. — ELÉMENTS ULTRAMICROSCOPIQUES ET GRANULATIONS LIBRES.

Une dissociation de thymus de chien ou de chat dans du Ringer à 37° (filtré et ultramicroscopiquement vide) montre une foule de particules extrêmement ténues et animées du mouvement brownien. A l'éclairage ordinairç, ainsi qu'à la lumière oblique, on ne soupçonne absolument rien de ces particules. Cependant, en fixant-colorant par le T-E-N, on voit aux plus forts grossissements le fond rougeâtre de la préparation se présenter en un état très finement granuleux. Sans pouvoir le prouver à cause de l'abîme optique qui existe entre l'observation ordinaire et celle sur fond noir, je crois que le granulé fin que donne le « suc » thymique fixé n'est pas exclusivement dû à l'action précipitante des réactifs, mais comprend également les grains préexistants, visibles à l'ultramicroscope ; est-ce là une simple expression de l'état de pseudo-solution colloïdale, ou de la présence des granulations spéciales ? je ne saurais le décider : en comparant à l'ultramicroscope le « suc thymique » avec le sang ou la lymphe, on constate dans ces derniers, également, la présence de fines granulations analogues, mais en nombre beaucoup plus restreint. Une dissociation de rate ou de ganglion n'en montre pas plus que la lymphe du canal thoracique.

Hormis ces grains exclusivement ultramicroscopiques et libres, ce procédé nous montre une série de structures dans les cellules mêmes. Mais toutes ces structures sont de l'ordre de grandeur qui est du domaine de

l'observation microscopique ordinaire et l'ultramicroscope ne fait que confirmer l'existence *in vivo* des structures que l'on retrouve dans les cellules fixées. Je ne peux pas partager l'opinion d'AGGAZZOTI selon laquelle toute cellule vivante est ultramicroscopiquement vide, les structures n'apparaissant qu'après la mort ou comme expression d'un état morbide ; j'ai pu observer sur fond noir des granulations et des structures nucléaires sur des lymphocytes du chien qui restaient mobiles, sur platine chauffante, durant des heures.

Une position intermédiaire entre les structures intracellulaires et la « poussière » ultramicroscopique occupent des granulations de 0,5 à 1,5 μ de diamètre que l'on rencontre régulièrement en liberté dans les dissociations de thymus ; a l'éclairage annulaire on constate que leur teinte varie du blanc éclatant au jaune d'or ou au jaune cuivré. Leur mouvement brownien suit les règles générales — la chaleur l'accélère et il est plus accentué quand il s'agit de grains les plus petits. Remarquons que les petites cellules thymiques s'approchent déjà de la grandeur où le mouvement brownien commence à être sensible.

A l'éclairage ordinaire une addition d'un mélange colorant vital permet de distinguer et d'identifier plusieurs catégories de ces grains. Si l'on ajoute goutte par goutte une solution de Bleu de Méthylène à une solution de Rouge Neutre, il arrive un moment où la teinte du mélange est d'un gris noirâtre, extrêmement sensible soit aux acides qui le font virer au violet, soit aux alcalis qui lui donnent une teinte verte accentuée. Une série de grains mentionnés prend — étant colorée *in vivo* par une faible dilution de ce mélange — une teinte bleue pure ; d'autres prennent le rouge, dans sa modification brique ou orangée ; une troisième catégorie devient violette, une quatrième verte, enfin, certains grains conservent la teinte grise neutre. On note également la présence de gouttelettes incolores et réfringentes.

On voit que les granulations libres (et celles mises en liberté par la dissociation) présentent les affinités les plus diverses. Il n'est pas difficile de les identifier en comparant la dissociation avec une coupe provenant d'une pièce fixée par la chaleur humide et incluse à la gomme-gélatine. Il nous suffira ici de dire que ces grains sont, soit des éléments pycnotiques, soit des vraies granulations cellulaires, soit des grains de sécrétion ; nous reviendrons en détail sur tous ces éléments dans les paragraphes suivants.

§ 7. — Eléments cellulaires libres

Les dissociations du thymus montrent — à condition qu'il s'agisse d'une vraie dissociation et non seulement d'un frottis ou d'une impression — tous ses éléments constitutifs entiers et non coupés en deux ou en trois tranches comme ceci a lieu dans les coupes minces. Il est certain que les dissociations ordinaires ne nous montrent pas les éléments dans leurs relations réciproques, mais la connaissance de ces relations s'acquiert par un autre mode de dissociation, celui « à la sonnette ». Nous étudierons donc en premier lieu les éléments du thymus vivants et libérés par la dissociation simple dans de la liqueur physiologique.

Dans une préparation pareille, non colorée, et vue à l'éclairage ordinaire, on aperçoit une très grande quantité de cellules irrégulièrement globuleuses, variant dans leurs dimensions de 5 à 8 μ de diamètre et présentant dans leur centre ou dans une position légèrement excentrique, un élément également globuleux mais d'autre réfringence — le noyau. Dans ce noyau, on ne peut distinguer à la lumière transmise qu'une certaine non homogénéité ; à l'éclairage ultra-microscopique, pourtant, on distingue la présence de deux à six blocs anguleux, assez brillants, immobiles et non unis entre eux par aucune sorte de trame. J'en conclus que la chromatine de ces cellules globuleuses — les *lymphocytes thymiques* — préexiste à l'état vivant avec presque le même aspect morphologique que nous observons après bonne fixation et coloration. La trame, au contraire, la « linine » intranucléaire semble être due à la précipitation du suc nucléaire qui donne des traînées prenant appui aux blocs de chromatine et à la membrane du noyau, un peu comme la fibrine sur les éléments du sang pendant la coagulation. Un nucléole différencié n'est presque jamais visible dans les lymphocytes du chien de quelle provenance qu'ils soient ; une membrane nucléaire est visible à l'ultramicroscope sous forme de mince anneau brillant.

La bordure ou plutôt la sphère creuse du protoplasma du lymphocyte du chien ne dépasse que rarement 2 μ d'épaisseur ; il n'y a pas longtemps encore, on la considérait comme absolument homogène. La découverte des granulations X ou azurophiles, leur homologation avec les mitochondries a attiré un nouvel intérêt sur le lymphocyte, promu granulocyte comme ses frères à granulation plus apparente.

Pourtant on n'a pas besoin de recourir à la fixation et coloration pour distinguer des structures dans le protoplasma du lymphocyte. Avec une

immersion, et à l'aide de l'éclairage oblique, on voit déjà une série de grains ronds, petits (moins d'un μ) disposés en un seul rang, une seule épaisseur à la surface et dans la coupe optique du cytoplasma. D'ordinaire, il y a une ou deux agglomérations — toujours sous une seule épaisseur — de ces grains ; dans un cas, le noyau peut être excentrique et l'agglomération disposée dans un épaississement du plasma ; dans le second cas, les grains occupent deux pôles du lymphocyte qui acquiert alors une forme ovoïde. Souvent parmi ces grains, qui sont loin de remplir complètement le plasma, on en distingue un ou deux quelque peu plus volumineux et moins réfringents. L'ultramicroscope permet d'ajouter encore un élément à la structure du plasma du lymphocyte : on constate autour des grains décrits une multitude d'autres grains beaucoup plus petits et remplissant d'une manière assez régulière le plasma. En comparant ces images avec ceux que l'on observe sur les lymphocytes fixés et colorés par le T-E-N, il ne me semble pas improbable que la prétendue basophilie du plasma du lymphocyte n'est qu'une illusion optique due d'un côté à la difficulté de résolution de cette poussière de grains qui, eux, sont basophiles, et, d'un autre côté, à la dissolution rapide de ces derniers dans le plama même du lymphocyte sous l'action de certains fixateurs.

L'observation à la platine chauffante montre nettement que les lymphocytes du chien et du chat sont mobiles. Le mouvement est à vrai dire très lent, même quand on chauffe à 40°; son expression est un lent changement du contour et l'apparition d'éminences peu prononcées à la superficie du globule. Plus la taille du lymphocyte est forte, plus la quantité de plasma est grande, plus accentuée sont les changements de contours que l'on observe. Les grains plus gros restent accolés à proximité de la membrane nucléaire et ne pénètrent pas dans les petits pseudopodes formés. Les plus petites granulations ultramicroscopiques se trouvent également dans les pseudopodes.

Mais les pseudopodes ne sont pas les seules altérations de la forme globulaire habituelle des lymphocytes. J'ai déjà indiqué (1912) la présence dans le thymus de lymphocytes à prolongements et leur parenté avec les cellules mésenchymateuses primordiales. La morphologie du noyau de ces cellules les apparente nettement aux lymphocytes ; le protoplasma étiré à un pôle de la cellule en un filament plus ou moins long (plus court dans les dissociations que dans les pièces fixées — rétractation) est rempli des mêmes très fines granulations à qui il doit une certaine basophilie. Le nombre de ces cellules n'est pas très grand, mais on en trouve toujours

dans chaque dissociation de jeune thymus. Les mitoses s'observent aussi bien dans ces lymphocytes à prolongements que dans les lymphocytes globuleux libres.

L'aspect des lymphocytes dans les dissociations fixées et colorées confirme les observations *in vivo*, surtout en ce qui concerne l'absence totale de différences entre les lymphocytes du thymus et ceux d'autres organes lymphoïdes. Il est impossible de distinguer ces cellules dans un frottis du thymus de ceux d'un frottis des ganglions lymphatiques, et la confusion entre ces deux préparations que ne manquera pas de faire même un partisan de la théorie d'origine épithéliale des lymphocytes du thymus, sera le meilleur argument contre cette théorie.

Les granulocytes que l'on observe dans le thymus du chien sont dans la majeure partie des cas des Mastzellen, granulocytes à noyau faiblement polymorphe et à grains métachromatiques. Dans d'autres cas, ce sont des acidophiles à grosses granulations ou des pseudo-éosinophiles à granulations plus fines. On ne constate que très rarement la présence de neutrophiles. En dehors des polymorphonucléaires, l'on voit des granulocytes myeloïdes à noyau unique et des phagocytes conjonctifs, libres, à noyau présentant des aspects intermédiaires entre celui de la cellule étoilée conjonctive, avec son semis de chromatine, et celui plus condensé d'un grand lymphocyte. Ces cellules sont bourrées d'inclusions et l'on rencontre la série continue suivante : grains basophiles volumineux entourés de vacuoles, grains basophiles plus petits, grains neutro-et acidophiles, grains métachromatiques peu solubles ; enfin, grains pareils, mais solubles et comparables en tout aux granulations des mastzellen. On voit également de ces cellules avec des inclusions appartenant à la fois à deux de ces catégories. Nous reviendrons sur la signification de cette série granulaire.

Les plasmazellen — cellules à plasma granulé et vacuolaire, basophiles avec plus ou moins de métachromasie, à noyau massif et excentrique — sont plutôt rares dans le thymus du chien. Je ne vois d'ailleurs aucune possibilité d'indiquer des frontières entre les plasmazellen et les grands lymphocytes d'un côté, les mastzellen de l'autre.

Certains auteurs ont parlé d'une hémopoièse dans le thymus. En ce qui concerne le thymus du chien et du chat, je peux affirmer l'absence de toute formation d'hématies. En effet, sur les centaines de préparation que j'ai étudiées à l'immersion, je n'ai pu constater que deux fois la présence d'hématies nucléées (2 normoblastes) et encore, une fois, il s'agis-

sait d'un élément disposé non pas dans le parenchyme thymique, mais dans une travée.

§ 8. — Eléments cellulaires sessiles

Il ne serait pas exact de définir ces éléments comme cellules fixes, puisqu'une des particularités les plus remarquables de certaines parmi elles est de changer constamment de configuration et même de pouvoir se libérer complètement. Le terme « sessiles » indique précisément que ces cellules sont caractérisées par leurs prolongements plus ou moins différenciés qui les unissent généralement à d'autres éléments du même ordre.

Une forme intermédiaire entre les cellules libres du thymus et les cellules fixes, a été déjà décrite dans le § précédent sous le nom de lymphocyte à prolongements ; c'est, en effet, une cellule sessile en ce sens qu'elle possède à un moment donné un vrai pédoncule ; nous étudierons ici, en premier lieu, les éléments qui se rattachent à cette cellule.

S'il était logique de donner la première place dans la description des éléments libres du thymus à la méthode de dissociation simple, pour les cellules fixes, au contraire, les renseignements les plus précieux sont donnés par les coupes et les dissociations « à la sonnette ». En effet, une dissociation ordinaire du thymus n'offre pour l'œil peu expérimenté qu'une seule catégorie d'éléments qui, à cause de leurs prolongements multiples, peuvent être considérés comme étant des cellules fixes détachées de leur support ; ces prolongements, le plasma plus abondant, les noyaux plus volumineux, voilà ce qui les oppose aux lymphocytes et granulocytes déjà décrits. Mais l'observation attentive nous force à distinguer parmi ces cellules deux formes bien tranchées, — la première, à forme générale étirée, à prolongements rayonnants parfois, mais filiformes, possède un noyau à blocs de chromatine nombreux, disséminés dans toute l'étendue du noyau et accolés souvent à sa membrane ; les prolongements du plasma assez fortement acidophile montrent parfois une striation longitudinale, mais sans autre structure visible ; le centrosome est disposé à un des pôles de la cellule et assez loin du noyau. Les mitochondries punctiformes entourent en général celui-ci. Quand la cellule comporte des inclusions, elles sont habituellement nombreuses ; si les inclusions sont entourées d'une vacuole, son bord ne présente aucune différenciation.

L'autre forme des cellules fixes se rencontre dans les dissociations et

même dans les frottis, le plus souvent à l'état de syncytium composé de plusieurs entités cellulaires. Dans les noyaux ovoïdes, la chromatine est représentée par deux ou trois blocs jamais accolés à la membrane nucléaire. Un diplosome est disposé très près du noyau, parfois caché par celui-ci. Le plasma est peu acidophile, il prend facilement des couleurs basiques, et comporte des différenciations remarquables.

L'aspect de ce plasma varie avec les fixateurs. Il est contracté et filamenteux après l'alcool, moins contracté, mais toujours avec des vides non colorables après le Carnoy, le Tellyesnitzky, le sublimé concentré, même après le Zenker non suivi de réchromatisation. L'osmium et le Flemming donnent la cellule entière (« gonflée » d'après Hammar) et l'on voit ici les « vides » remplis d'une substance très finement granuleuse. Parfois après la première catégorie de fixateurs, on constate une apparence de canalicules intracellulaires. Je saisis ici l'occasion pour exprimer mon opinion sur ces prétendus canalicules (Holmgreen) ; je les considère comme des vides laissés dans la cellule après la dissolution de lipoïdes, surtout de rhabdochondries flexueuses, par les procédés « appropriés », employés pour la mise en évidence de ces canalicules.

La véritable conservation intégrale de la plupart des substances intracellulaires n'est obtenue que par la fixation peu acide suivie de réchromatisation — quand il s'agit d'inclusion à la paraffine — ou encore par la fixation à la chaleur humide et l'inclusion à la gomme-gélatine. On distingue alors dans la catégorie cellulaire qui nous occupe, les parties internes suivantes :

Un *squelette* cellulaire est constitué par un réticulum intraplasmatique composé de deux systèmes de trabécules qui s'entrecroisent ; un système comprend des lignes légèrement divergentes qui traversent toute la cellule dans le sens de sa plus grande dimension ; ces lignes sont moins visibles près du noyau, plus visibles vers les extrémités de la cellule. Le second système est composé de lignes légèrement courbes à concavité tournée vers le noyau ; elles ne sont bien visibles, dans la plupart des cas, que dans une partie du plasma. L'entrecroisement de ces trabécules forme des mailles intracellulaires. Dans l'intérieur de chaque maille de ce squelette cellulaire nous trouvons la substance finement granuleuse, qui est le plasma proprement dit. Celui-ci peut comporter des différenciations de trois ordres : l'un est représenté par des corps assez volumineux, basophiles ou acidophiles, sur la nature desquels nous reviendrons. Un autre type comprend des grains assez petits, réguliers, faiblement basophiles,

en liberté au milieu des mailles ou accolés à leurs parois. Quand des grains de ce type existent dans la cellule, celle-ci ne possède que peu de plasma et le squelette cellulaire est net et épaissi. Enfin, une troisième différenciation peut présenter des formes diverses : tantôt ce sont des grains, tantôt des bâtonnets ou filaments, mais tous possèdent la particularité d'être normalement achromatiques, ne prendre les couleurs basiques ou acides qu'après un mordançage chromique ou alcalin.

Ce sont des *mitochondries* ainsi que l'indique leur morphologie, leur solubilité, leurs réactions colorantes. La morphologie : grains, filaments de grains, spirilles et bâtonnets courts ou longs, tels sont les aspects sous lesquels se présentent ces éléments. Leur solubilité est caractéristique, c'est à cause d'elle que les auteurs qui ont travaillé avec des pièces non réchromées n'ont pas pu identifier le chondriome, tout en décrivant des granulations, des fibrilles, même des « myoïdes » : en effet, comme je l'ai déjà signalé, dans une publication antérieure, le chondriome de la cellule qui nous occupe peut produire sous un certain angle d'observation l'impression d'un élément transversalement et doublement strié. Il est inutile d'insister que les réactions colorantes du chondriome thymique sont toutes celles, qui sont connues pour les mitochondries typiques du rein ou du pancréas : ce n'est pas seulement la méthode de Benda, mais également celle de Regaud, et le procédé d'Altmann-Meves, ainsi que celui au T-E-N alcalin qui les mettent, d'une manière élective, en évidence.

On voit donc que des différences très accusées séparent l'une de l'autre les deux catégories des cellules sessiles du thymus. On ne constate pas la présence de formes intermédiaires. Dans tel ou tel autre cas, on peut hésiter à caractériser une cellule comme appartenant à l'une ou l'autre catégorie, mais ceci n'arrive que quand, par suite de fixation ou coloration défectueuse, on ne distingue pas les caractères spécifiques. Quand ces derniers sont apparents, ce qui a toujours lieu après une fixation cytologique et une coloration simultanée, on ne peut hésiter à admettre l'existence de ces deux catégories.

§ 9. — Constitution de la charpente

Dans les coupes on voit déjà que le follicule thymique possède une charpente ; nul n'est besoin de recourir pour cela au pinceautage, etc., des coupes, tout objectif à immersion montrera le réticulum thymique, si

la coloration nucléaire (des lymphocytes) est suffisamment transparente (BrH). Mais dans ces conditions, il est difficile de poursuivre le réticulum sur de grandes étendues, car la coupe mince n'en donne que des tronçons — la coupe épaisse, d'autre côté, n'est pas assez transparente. Force est de recourir à l'artifice — à la dissociation des coupes, à l'imprégnation argentique, à la digestion pancréatique et à l'autolyse du thymus.

La dissociation à la sonnette permet de libérer les coupes assez épaisses et colorées d'une partie d'éléments libres qui cachent la charpente. Sur des préparations pareilles, on distingue sans peine que la charpente du thymus est bivalente, double — comme tissu et comme structure.



Fig. VII. Imprégnation du réticulum connectif (chien d'une semaine), méthode de Oppel. Obj. E, Oc. 2.

Un réticulum, fin, pauvre en noyaux, avec mailles régulières et composées des prolongements étroits, parfois à striation longitudinale, est en tout comparable au réticulum serré des follicules des ganglions lymphatiques.

Un *autre* « réticulum » a plutôt les caractères d'un syncytium spongieux : les travées sont larges, courtes, peu définies, formant des mailles privées de toute régularité ; nous y retrouvons en partie la structure fine et les caractères du chondriome décrit précédemment chez la seconde forme de cellules fixes.

Nulle part les deux formations réticulaires ne passent l'une dans l'autre ; on constate là, où toute possibilité de déchirure de la coupe est exclue, un enchevêtrement des prolongements libres et ultimes de chaque réticulum. Ils sont « in einander geschaltet », d'après l'expression d'un résumé de ma note de 1912 par H. Joseph.

Quels sont les endroits du follicule où prédomine telle ou telle autre de ces formations ? Ceci est complètement sous la dépendance de l'âge et de l'état physiologique de l'animal. Dans le cas habituel, le réticulum fin

occupe la partie périphérique du lobule, mais en s'avançant par place avec les vaisseaux jusqu'à proximité du centre. Celui-ci est l'endroit de prédilection du syncytium spongieux, mais on trouve ce dernier également plus près de la périphérie, de manière que la limite théorique entre les deux formations doit correspondre dans les trois dimensions à la superficie d'un sphéroïde irrégulièrement et fortement bosselé.

L'imprégnation argentique, d'après le procédé de Oppel au chromate jaune de potassium (V. aussi Salkind, 1913) nous donne la preuve directe de l'existence d'un réticulum fin différent du syncytium. En effet, la figure VII nous permet de voir un réseau fin imprégné qui est en relations directes avec la capsule et les travées thymiques, ainsi qu'avec les formations vasculaires. Aucun autre élément n'apparaît coloré dans ces préparations et jamais dans les imprégnations obtenues par ce procédé, je n'ai vu se colorer le syncytium.

Le réticulum fin possède une consistance telle qu'il se montre plus résistant que le syncytium plasmatique envers les agents destructeurs. Si l'on digère les coupes, fixées à l'aide d'alcool absolu ou de la chaleur humide, par la pancréatine, on constate que les centres des follicules et même des lobules sont détruits de beaucoup plus tôt que leurs bords — le syncytium plus facilement, que le réticulum. De même, en laissant le thymus s'autolyser, et en étudiant ces pièces, on voit que la substance centrale se détruit beaucoup plus facilement que la substance périphérique. Ceci nous donne l'explication des « cavités » thymiques des anciens anatomistes. De même que l'erreur de Cuvier est néanmoins caractéristique pour l'anatomie des « capsules » surrénales, l'observation concernant les « cavités » thymiques correspond à une particularité réelle de sa structure.

Voilà donc une série d'arguments en faveur de la conception dualiste de la charpente thymique ; nous verrons plus bas que l'histogénèse et l'histophysiologie du thymus en apportent également. Résumons donc les données acquises sur la structure microscopique du follicule thymique : une charpente double constituée d'une part par un syncytium à cellules caractéristiques, d'autre part, par un réticulum banal, tel qu'on le rencontre dans d'autres organes lymphoïdes ; les mailles de cette charpente double sont occupée par des éléments libres dont la majorité présente tous les caractères des lymphocytes.

CHAP. III. — **Histogénèse des éléments du thymus.**

§ 10. — LES IMAGES DE LA MULTIPLICATION CELLULAIRE DANS LE THYMUS

On observe dans le thymus des carnassiers étudiés des *mitoses* et des *amitoses* ; les premières ont trois formes distinctes (fig. 38, 39, 40, pl. V)

Les mitoses que l'on rencontre dans les cellules à protoplasma abondant et syncytial ne présentent rien de particulier par comparaison avec les mitoses des organes épithéliaux du même animal ; les chromosomes sont grands, bien individualisés, recourbés dans le stade de la plaque équatoriale, la figure achromatique est nette, le fuseau large ; les mitochondries occupent alors surtout les deux pôles de la cellule. La seconde catégorie des mitoses est toute autre ; les chromosomes sont petits, courts, confluents, quel que soit le fixateur que l'on emploie. En plaque équatoriale, ils forment une tache irrégulière où l'on ne les distingue qu'avec beaucoup de peine. Le fuseau est très peu marqué, ses parties centrosomiques souvent complètement invisibles ; les mitochondries très fines sont disséminées autour de la figure caryocinétique ; les limites de la cellule en division sont également peu marquées. Cette mitose est une mitose de lymphocyte.

La troisième forme s'approche de la seconde et est complètement distincte de la première : on la voit dans les cellules du réticulum fin ; les chromosomes sont petits, droits, mais moins confluents. La figure achromatique se laisse mieux deviner, les éléments du chondriome assez pauvre sont également disposés tout autour du noyau en division ; les limites de la cellule sont visibles sous la forme d'un mince contour.

On voit des formes intermédiaires entre le second type et le troisième, mais jamais entre le premier et les deux derniers. Une des formes intermédiaires entre le deuxième et le troisième se rencontre dans les cellules lymphocytoïdes à prolongement ; c'est une mitose de lymphocyte, mais où les contours de la cellule sont plus nets, les chromosomes courts mais distincts et le chondriome à éléments fins plus riche que dans le type 2. Nous avons ici, en effet, affaire à une cellule intermédiaire entre le lymphocyte libre et la cellule fixe du réticulum fin. Dans les coupes, dans les dissociations, on voit que les travées du réticulum fin donnent naissance au niveau d'un noyau à forme presque triangulaire à un fin prolongement portant un noyau terminal arrondi à blocs de chromatine assez nombreux; ce noyau est intermédiaire, lui aussi, comme aspect, entre le noyau du

réticulum fin et celui du lymphocyte. La mitose du troisième type que l'on voit dans ces cellules à prolongement nous fait assister à la naissance de cellules libres au dépens d'un élément fixe et réticulaire du thymus. On observe ce processus dans les thymus des animaux jeunes et je l'interprète comme l'expression de la naissance autochtone des lymphocytes thymiques. On ne voit jamais aucune image qui puisse être interprétée dans le sens de la provenance des lymphocytes du syncytium spongieux.

Le fait indéniable qu'il existe des lymphocytes en connexion avec une formation réticulaire du thymus, a pu induire certains auteurs, qui ont confondu les deux formations réticulaires du thymus, à interpréter la naissance autochtone des lymphocytes comme étant due au syncytium, seul élément de la trame thymique, pour eux.

Ce n'est qu'en s'adressant à l'étude histogénétique que l'on peut apporter une preuve définitive de l'origine différente des éléments thymiques ; seule l'étude organogénique nous montrera la signification véritable des deux éléments de la trame thymique.

§ 11. — Organogénèse du thymus

L'étude embryologique de notre « espèce-type », le chien, est facile et difficile en même temps. Elle est facile par la netteté des images et par les types cellulaires bien caractérisés ; elle est difficile par les obstacles que l'on rencontre en cherchant à se procurer les embryons de cette espèce ; sans parler du privilège bizarre d'une sorte d'immunité sentimentale dont jouit l'espèce canine, il n'est pas commode de reconnaître dans un lot d'animaux donnés les ♀ ♀ en gestation, surtout aux jeunes stades. On est obligé de recourir à la saillie, plus sûre, mais peu productive, car la fécondation n'a lieu que

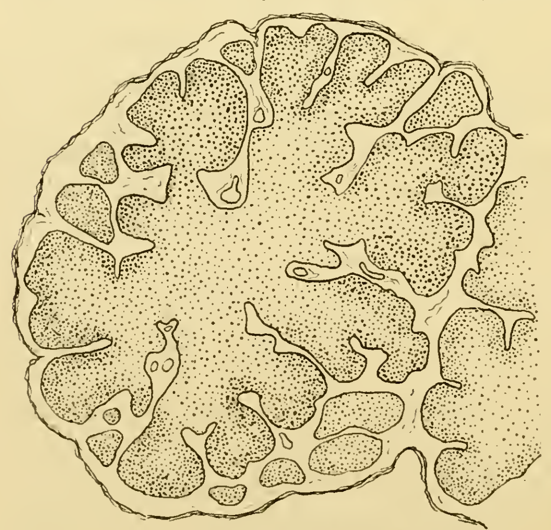


Fig. VIII. Thymus droit d'un embryon de Chien de 6 sem. (40 mm.). Obj. A, Oc. 2.

deux fois par an, ce qui force à entretenir un grand nombre de sujets durant un temps assez long : je n'ai pu constituer ma série d'embryons qu'en trois ans.

Le fœtus des chiens presque à terme possède un thymus qui ne se distingue que par son volume moindre de celui du nouveau-né dont nous avons déjà donné la caractéristique générale.

Chez l'embryon de sept semaines d'âge, le thymus peut être encore très facilement mis à nu, sa division en deux organes accolés est plus nette et il n'a pas encore acquis sa dissymétrie habituelle ; les prolongements cervicaux ne sont pas plus accusés que chez le chien nouveau-né.

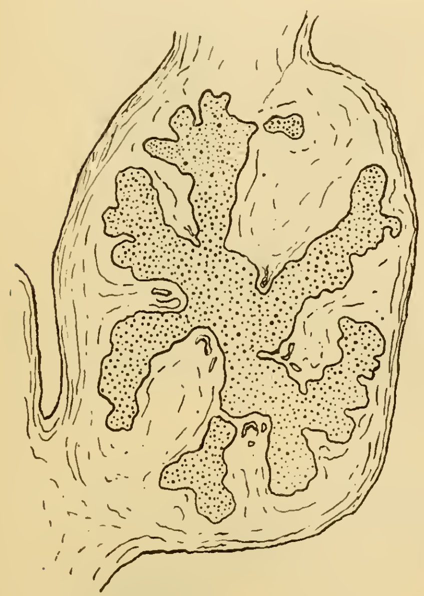


FIG. IX. Thymus droit d'un embr. de Chien de 5 sem. (33 mm.) Obj. A, Oc. 2

A un stade antérieur, de six semaines, une dissection plus soignée est nécessaire pour retrouver au-dessus du cœur une petite masse blanchâtre, translucide, plate et triangulaire en coupe longitudinale. Sur cette coupe on voit que les deux thymus possèdent ici une double individualité complète, n'étant pas accolés, mais disposés côte à côte. Les excroissances qui forment les lobes et lobules composent une figure plus simple, montrant la dépendance des diverticules latéraux et terminaux d'un noyau central (fig. VIII). La même coupe montre que les plus gros vaisseaux sont disposés près de ce centre, permettant de concevoir le mode de leur développement, qui aboutit à la vascularisation plus complète du thymus plus âgé : au fur et à mesure que se produisent les excroissances — follicules, lobules — se greffant les uns sur les autres, les vaisseaux de la divison ancienne se prolongent dans les nouvelles dépendances tout en augmentant du volume au centre pour laisser passage à la plus grande masse de sang exigée.

Un stade encore plus jeune, de cinq semaines, ne peut être étudié avec fruit que sur coupes ; celles-ci nous montrent dans le médiastin antérieur une figure caractéristique, sorte de double étoile branchue (fig. IX). C'est chaque branche de cette étoile qui donnera lieu au complexe lobé du thymus de six semaines. Dirigeons notre attention sur le tissu conjonc-

tif qui entoure ces deux étoiles thymiques ; sa couche extérieure montre déjà une tendance à la formation d'une capsule et s'unit dorsalement avec l'enveloppe conjonctive des gros vaisseaux, s'attachant ventralement à la face antérieure de la cavité thoracique. L'organe ne touche pas encore le cœur, à ce stade-là, et ceci nous indique que son développement se fait de haut en bas, surtout quand nous constatons que les corps qui



FIG. X. Embr. de Chien de 8 mm., 3me fente bronchiale. Obj. D, Oc. comp. 6.

correspondent à l'image des étoiles thymiques s'élèvent plus haut dans le cou que cela a lieu au stade déjà décrit. La forme générale de ces corps thymiques est à définir comme celle d'un boyau plein, irrégulièrement plissé en long et dont les côtes ainsi formées envoient des bourgeons arrondis qui, parfois, en coupe, peuvent paraître isolés.

Adressons-nous maintenant à un embryon plus jeune, de quatre semaines environ ; le thymus se retrouve sous une forme encore plus simplifiée ; les boyaux sont moins longs et leur surface est moins bosselée, surtout à leur bout crânial. Leur emplacement, également, est autre : la partie cervicale est beaucoup plus longue, la partie thoracique, — ramassée, ce qui donne à l'ensemble une forme de massue un peu courbe. Le bout

supérieur ne touche pas de peu la thyroïde, l'inférieur ne descend pas plus bas que l'entrée du thorax ; le tissu conjonctif qui entoure cette ébauche est complètement non différencié et on n'y reconnaît qu'un nombre restreint de petits vaisseaux. Leurs points d'entrée sont les entailles de la surface de l'organe ; ceci démontre le rôle actif que jouent les élé-

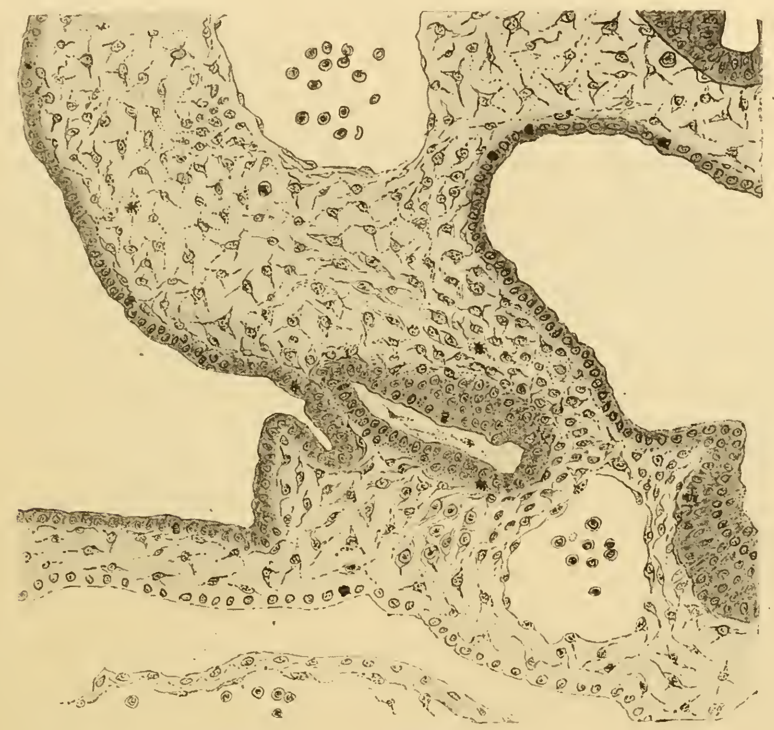


FIG. XI. Embr. de Chien de 10 mm., ébauche thymique isolée. Obj. D, Oc. comp. 6.

ments connectifs dans la détermination de la forme du thymus : le parenchyme de celui-ci se boursoufle en augmentant de volume et forme des protubérences là où il n'est pas jugulé par les formations conjonctives et vasculaires. Ce sont ces dernières qui, par leur prolifération, divisent l'organe et forment ses travées.

Chez l'embryon encore plus jeune, de trois semaines et demie à peu près, on rencontre une certaine difficulté à identifier le thymus parmi les autres dérivés branchiogènes ; parmi eux, il occupe la place la plus rapprochée de la surface externe du corps, tout en restant à proximité de la veine jugulaire. Le fait saillant de ce stade est la présence d'une lumière dans l'épaisseur d'une partie de l'organe, ce qui justifie la comparaison avec un

tube partiellement comblé ; plongé au sein d'un tissu mésenchymatique à cellules étoilées, l'ébauche thymique possède une épaisseur presque uniforme, n'étant presque pas plissée.

Enfin, quand on étudie les coupes provenant des embryons de deux semaines à trois semaines d'âge, on peut se rendre compte que le tube creux décrit prend naissance au dépens d'une vésicule provenant de la troisième poche branchiale endodermique. Mais en même temps, on voit près de cette vésicule endodermique peu éloignée de la surface du corps, une autre vésicule, celle-ci en relation non moins visible avec le revêtement ectodermique d'une invagination externe. Cette vésicule ectodermique est disposée sous l'autre et, comme nous verrons dans l'étude histogénétique, se détruit sans donner lieu à aucune formation nouvelle ; il est certain que, chez le chien, l'ectoderme ne prend aucune part à la formation du boyau thymique dont le contour est simple et qu'il faut considérer la formation de la vésicule externe comme un accident d'évolution embryonnaire sans signification morphologique, qui est simplement dû à la prolifération intempestive de l'ectoderme au bords de la troisième invagination externe.

Le plus jeune stade de chien (de 8 mm.) que je possède nous donne encore un éclaircissement sur le mode de formation de la vésicule endodermique (thymique). Les auteurs décrivent généralement celle-ci comme provenant, chez les mammifères, de la partie ventrale de la poche branchiale. Il me semble qu'il s'agit ici d'une interprétation basée surtout sur les aspects d'embryons trop âgés. Chez ceux-ci, la vésicule thymique, autant que ses connexions avec le pharynx sont conservées, se présente dans les coupes transversales *sous* le pharynx et en relation avec sa partie ventrale. Pour se rendre compte de son origine véritable, il faut s'adresser à des coupes perpendiculaires à la direction des fentes branchiales (fig. X, XI, XII) ; sur celles-ci et chez l'embryon cité, on voit que le fond de la troisième poche donne lieu tout entier à la formation de la vésicule thymique. L'invagination ectodermique correspondante trouve place sous le doigt de gant endodermique et conservera cette position au stade plus âgé ; ce n'est donc pas l'ébauche thymique qui subit un déplacement, mais cette apparence est due à une élévation de la lumière pharyngienne, ce qui fait apparaître la vésicule thymique comme provenant de la partie ventrale de la poche pharyngienne. Cette vésicule n'évolue pas primitivement dans le sens ventral (ou caudal) ; au contraire, elle s'éloigne de la face ventrale en se transformant en un boyau aplati

dirigé en dedans, dans le sens dorsal ; après, seulement, celui-ci se courbe et se dirige en bas. C'est cette partie, d'évolution primitive, qui, contractée, forme ce qu'on a appelé la « tête du thymus » ; mais on n'en trouve aucune trace spéciale plus tard, ce qui est compréhensible, puisqu'il ne s'agit pas d'une partie morphologiquement individualisée du thymus, mais de rien d'autre que d'un tronçon de son « chemin ».

Cette courte description de l'organogénèse thymique chez le chien,

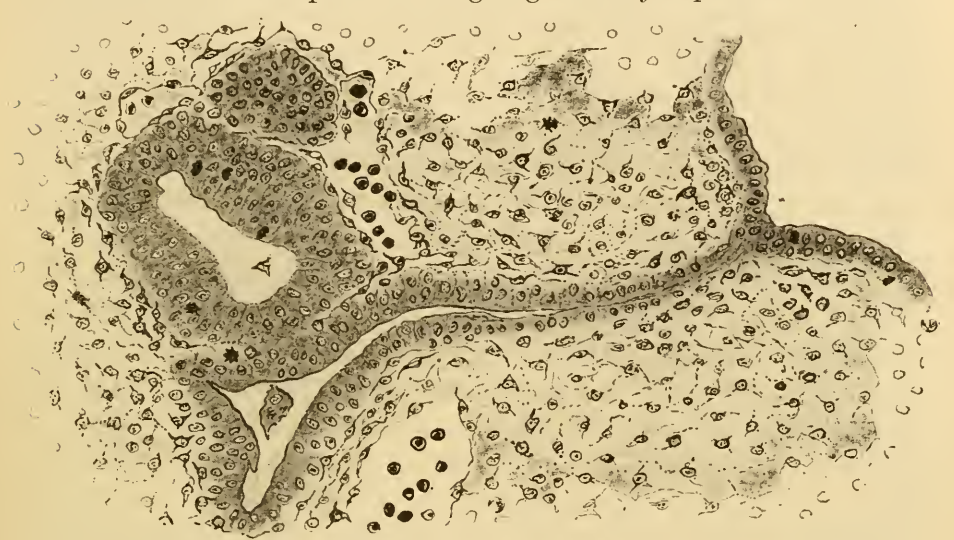


Fig. XII. Embr. de Chien 12,5 mm., ébauche thymique avec nodule épithélial ; isolement de l'invagination ectodermique. Obj. D, Oc. comp. 6.

organogénèse qui n'a été étudiée, autant que je sache, que par Mall, nous permet de saisir les traits essentiels suivants : l'endoderme de la troisième fente branchiale donne origine à une vésicule primitivement superposée à une autre d'origine ectodermique. Cette dernière disparaît sans trace, tandis que la première, en s'allongeant et se courbant, occupe une position de plus en plus ventrale et inférieure par rapport au pharynx : le boyau ainsi formé prolifère, se bosselle et se plisse en donnant naissance à un des thymus paires du fœtus.

§ 12. — Histogénèse du thymus

Ayant suivi les modifications de la forme de l'organe, connaissant ses relations avec les tissus environnants et son origine épithéliale, nous pouvons aborder l'étude de son développement tissulaire.

Chez l'embryon de 8 mm. montrant l'épaississement initial de l'en-

doderme, on ne distingue aucune particularité qui différencie les futures cellules thymiques des cellules endodermiques voisines ; c'est le même noyau vésiculeux, le même plasma occupant une case allongée, par suite de la pression latérale des cellules sœurs. La bordure interne tournée vers la lumière intestinale est et restera, durant son existence, mince, sans structure.

Les choses changent dans l'ébauche thymique de l'embryon de 10 mm. ; les cellules primitives ne sont plus disposées sur un seul rang et on commence à noter dans leur plasma une certaine striation longitudinale. Dans la lumière thymique, on trouve de place en place des précipités filamenteux et quelques débris cellulaires dont l'état est tel que l'on ne peut se prononcer sur leur provenance. Entre les cellules épithéliales, on voit quelques grains acidophiles qui n'ont rien de caractéristique, car on en trouve des pareils entre les cellules d'autres épithéliums.

Au stade de 12,5 mm. ce qui attire l'œil, c'est la différenciation qu'a subie le plasma des cellules thymiques. Elle présente déjà une striation accentuée et plusieurs cellules possèdent un plasma réticulé. Le nodule épithélial qui est accolé à la partie supérieure du tube thymique possède des cellules plus serrées que celles du thymus, mais offrant toujours le même aspect épithélial. Au stade suivant, de 14 mm., l'aspect des cellules thymiques n'a pas sensiblement changé, mais ce que l'on voit de particulier ce sont des cellules toutes différentes qui apparaissent dans le nodule épithélial (fig. 41, pl. V). Son aspect, en effet, se rapproche de celui d'un organe lymphoïde constitué, car on y remarque des grosses cellules à plasma abondant, à noyau clair, et d'autres, plus petites, à plasma foncé et rétracté et à noyau également à colorabilité accentuée. Une observation plus attentive permet de voir qu'il s'agit d'une illusion frappante : les petites cellules sont, sans aucun doute possible, des cellules épithéliales en continuité de prolongements avec leurs sœurs. Pourtant, au premier coup d'œil, et peut-être même à une observation plus prolongée, si les méthodes techniques laissent à désirer, on pourrait croire de voir des cellules lymphoïdes. Et ceci se passe dans le corps épithélial périthymique qui ne deviendra jamais lymphoïdisé, mais s'accolera à la thyroïde.

On n'a pas longtemps à attendre pour voir des phénomènes analogues se passer dans l'ébauche thymique elle-même. On voit chez l'embryon de 17 mm., dans la partie supérieure du tube thymique, une partie des cellules épithéliales subir une modification absolument pareille à celle que nous venons d'observer dans le corps épithélial (fig. 36, pl. V). C'est

la même transformation de la cellule épithéliale claire et à noyau volumineux, en une cellule foncée présentant des analogies frappantes, mais superficielles, avec une cellule lymphoïde. Chez un autre embryon du même stade, nous voyons cette transformation caractéristique envahir toute l'ébauche dans laquelle on rencontre deux sortes de cellules, les claires et les foncées, mais ici, l'interprétation est compliquée par deux faits : 1° les cellules modifiées subissent dans la couche externe de l'ébauche par pression des cellules sœurs, un aplatissement qui leur donne l'aspect de « vouloir s'insinuer » entre celles-ci; mais, dans le corps épithélial, on a pu voir également quelques cellules pareillement aplaties ; 2° chez cet embryon, on voit déjà s'appliquer à l'ébauche thymique et même quelque peu l'échancrer, des cellules conjonctives des environs, aux noyaux fusiformes et à plasma déjà légèrement différencié dans le sens connectif. On est donc fortement tenté de considérer les cellules foncées comme provenant de l'entourage connectif de l'organe, mais cette tentation est à surmonter, car on ne voit jamais des relations tissulaires entre les cellules foncées et les cellules connectives. Comme avant, dans le nodule épithélial, maintenant dans l'ébauche thymique, une partie de l'épithélium subit une modification spéciale qui semble aboutir à sa destruction et disparition et qui a pour résultat de faciliter la formation du syncytium à mailles à la place de la structure serrée de l'ébauche primitive.

En revenant au stade de 14 mm., notons que chez les embryons de cet âge on peut assister à la destruction de la vésicule ectodermique, qui non seulement ne prend aucune part à la constitution de l'ébauche thymique, mais tend à s'en éloigner. On la voit (fig. 34, pl. V) subir une transformation régressive par fragmentation de l'ébauche primitivement vésiculaire. Les cellules du mésenchyme environnant se retrouvent entre les éléments ectodermiques présentant un aspect de dégénérescence : plasma érodé, noyaux à chromatine ramassée en gouttes. Des corps tingibles basophiles sont disséminés entre les éléments et les cellules du mésenchyme les entourent de leurs prolongements. Il ne reste de la vésicule ectodermique que quelques îlots de cellules à moitié détruites. Il est hors de doute qu'il s'agit ici de cellules épithéliales en voie de désagrégation complète, entourées de phagocytes ; c'est le témoin de la vésicule ectodermique qui, comme on voit, achève ici sa carrière.

C'est au stade de 21 mm. que nous assistons à la transformation complète que subit l'ébauche thymique ; le meilleur terme à employer, c'est de parler d'un *envahissement* de cette ébauche ; nous avons déjà vu que

celle-ci commençait à être entourée et même entaillée par les éléments mésodermiques environnants. Ici, ces derniers pénètrent franchement entre les éléments relâchés de l'épithélium (fig. 37, pl. V). Il ne s'agit pas seulement d'élément mésenchymateux, indifférenciés, de simples Wanderzellen : ce sont également, déjà, de vrais fibroplastes à plasma strié et nettement défini, présentant avec le BrH quelques affinités caractéristiques. Leur évolution continue au sein de l'organe envahi. Ces éléments se différencient soit dans la direction lymphoïde, en augmentant la basophilie de leur plasma et en rétractant leur prolongement, soit au contraire dans la direction fibrogène en allongeant leur noyau et en commençant à constituer par leur prolongements un réseau qui se superpose et s'entremêle avec le syncytium épithélial.

Les mitoses se succèdent rapidement et avec la facilité que possèdent les éléments mésodermiques de se transformer les uns dans les autres, le thymus épithélial ne tarde pas à être traversé et rempli par les deux variétés principales, la cellule connective et la cellule lymphoïde, la première prenant une part active dans l'édification de la charpente définitive de l'organe qui sera donc non seulement épithéliale, mais également connective.

Pourtant, l'envahissement connectif n'est pas le seul phénomène que l'on observe. Ce ne sont pas seulement des cellules mésenchymateuses des environs immédiats qui, plus ou moins différenciés, entrent dans le thymus : ainsi que des fibroblastes déjà constitués, des cellules lymphoïdes également déjà différenciées, entourent de plus en plus l'organe et passent par le chemin que le connectif leur a ouvert. L'immigration lymphoïde se surajoute et complète l'envahissement connectif. Nous assistons à une transformation profonde de l'organe primitivement purement épithélial ; non seulement les éléments libres qui le rempliront viennent de loin avec l'établissement des voies lymphatiques, mais une partie de sa trame sera d'essence étrangère. Il est inutile d'insister sur la signification de ce processus ; même si l'apport d'éléments lymphoïdes fait défaut à un moment donné, comme on le voit souvent chez les embryons de près de 3 cm., l'organe sera en état de donner par lui-même naissance à de grandes quantités d'éléments de la lignée mésodermique. En dehors de la multiplication des cellules lymphatiques immigrées, la prolifération par amitose et mitose de la trame connective suffira à la lymphoïdisation de l'organe par ses propres moyens.

Nous n'avons qu'à suivre dans les stades ultérieurs le développement

logique de ce processus déjà ébauché. A un moment donné, même chez l'embryon de 27 mm., et plus fortement encore chez l'embryon de 33 mm., la multiplication par immigration subit un arrêt; une quantité totalement insignifiante de lymphocytes se trouve dans les environs et les travées de l'organe. Sa lymphoïdisation progresse pourtant à vue d'œil; une grande quantité d'images de multiplication est visible dans le parenchyme de l'organe et non seulement des images qui appartiennent à des lymphocytes isolés, mais des mitoses du troisième type (§ 10). Au contraire, les mitoses épithéliales sont rares, elles suffisent tout juste à remplir d'épithélium le centre des bourgeons thymiques qui poussent de tous les côtés. Elles ne suffiraient jamais à donner naissance à la quantité innombrable de lymphocytes remplissant l'organe, qui augmente continuellement de volume. Il est certain même que seul le processus mitotique ne suffirait pas à cette tache ; aussi voit-on que le jeune réticulum connectif en continuité avec le mésoderme extérieur isole une partie de ses éléments par amitose et en forme des cellules lymphoïdes. On voit également des stades où ces jeunes cellules sont encore unies par leurs prolongements caractéristiques aux éléments connectifs.

Nous avons donc le droit de dire que l'étude histogénétique du thymus canin prouve ce que montre déjà l'étude attentive du thymus constitué : la bivalence de sa trame, la naissance autochtone des lymphocytes au dépens d'éléments connectifs de celle-ci. L'immigration des lymphocytes est un fait exact, mais non le seul et non le principal facteur de la lymphoïdisation de l'ébauche thymique. D'autre côté, la théorie de la transformation de l'épithélium en lymphocytes est le produit d'une fausse interprétation de deux sortes d'images réellement existantes : de l'aspect foncé de la cellule épithéliale, avant-coureur de sa destruction ; de la présence d'éléments lymphoïdes à prolongements, d'origine non épithéliale, mais connective.

Nous pouvons donc maintenant nous faire une idée complète de la structure du thymus du chien (et par une analogie basée sur des stades isolés, de celui du chat). Son syncytium cellulaire est un épithélium endodermique homologue à l'épithélium du tube digestif ; son réticulum fibrillaire est une formation conjonctive identique à celle des organes lymphoïdes annexes du tube digestif. Sa population de lymphocytes a une origine mésenchymatique, soit directe, par naissance sur place au dépens de la formation connective du thymus, soit indirecte par immigration des lymphocytes nés ailleurs.

Connaissant ainsi la morphologie et la genèse du thymus, nous pouvons aborder l'étude de son fonctionnement.

Chap. IV. — Histophysiologie normale

§ 13. — Les modifications de la structure fine de la cellule épithéliale

La connaissance d'une forme d'activité du thymus de chien découle immédiatement de tout ce qui précède : le thymus est un lieu d'élaboration de lymphocytes. Cette fonction qu'il partage avec tous les autres organes lymphoïdes — ganglions, rate, amygdales, plaques de Peyer, etc. — n'est d'ailleurs pas mise en doute depuis Schedel.

Nous verrons plus loin que cette fonction n'est pas toujours exercée par le thymus. Nous verrons également que la production de lymphocytes est loin d'être la seule fonction du réticulum conjonctif; pour le moment, bornons-nous à la constatation générale de l'existence d'une fonction lymphocytogène.

Tout autrement incertaine est la question de l'activité du syncytium épithélial. On lui a soupçonné une fonction glandulaire, mais aucune image cytologique n'est venu confirmer cette hypothèse jusqu'à la publication de ma note de 1913. En effet, étant donné que la masse dominante du thymus est constituée par sa population lymphocytaire, les phénomènes observés par les méthodes de la chimie biologique permettaient une interprétation en faveur des lymphocytes comme cause de ces phénomènes. C'est donc surtout l'étude cytologique qui peut nous donner le droit de parler de telle ou telle autre forme de l'activité physiologique de l'épithélium syncytial du thymus.

Voyons en premier lieu les diverses formes de structure fine que l'on rencontre dans ces éléments. Chez le chien jeune, la majorité des cellules du syncytium épithélial nous montrera la structure fine normale décrite au § 8 ; plusieurs parmi ces cellules posséderont dans leur plasma une inclusion fortement basophile. D'autres, où cette inclusion possède encore des caractères structuraux reconnaissables, nous permettront de reconnaître qu'il s'agit d'un lymphocyte englobé : on voit qu'au contact d'un lymphocyte les prolongements de la cellule épithéliale tendent à l'entourer et qu'une fois au sein du plasma, il se trouve à l'intérieur d'une vacuole. Le lymphocyte ainsi englobé est peu à peu détruit et se transforme d'abord

en une inclusion basophile sans structure, qui devient peu à peu acidophile pour disparaître dans certains cas complètement.

Non seulement des lymphocytes subissent ce sort, bien que cela soit le cas habituel, mais — quoique beaucoup plus rarement — des plasmazellen, des hématies, des tronçons même entiers de capillaires sont entourés, et disparaissent peu à peu par action due au syncytium épithélial.

Considérons maintenant, pour le cas typique de l'englobement d'un lymphocyte — cas que l'on rencontre non seulement chez le nouveau-né, mais parfois même chez le fœtus de 60 mm. — la série des modifications de structure fine que subit la cellule épithéliale. Dès que le lymphocyte commence à être entouré par les prolongements de la cellule, le système réticulaire régulier de celle-ci devient orienté : les trabécules se dirigent du noyau vers l'endroit de la cellule où débute l'englobement. Peu à peu, les mitochondries précédemment disséminées sans ordre, prennent place (ou se forment) à l'intersection des stries composant des mailles du réticulum intracellulaire. Ensuite, elles s'assemblent en Fadenkörner, chapelets de grains ronds dirigés du noyau vers l'endroit de l'englobement. Une partie de ces grains se dispose au bord de la vacuole qui ne tarde pas à se constituer autour du lymphocyte ; de l'autre côté du noyau, la cellule se remplit de bâtonnets flexueux offrant un aspect d' « ergastoplasma ». Les chapelets de grains se transforment à leur tour en chondriocontes, primitivement disposés bout à bout, puis confluents. Dans ce cas, ils sont souvent très flexueux et parfois ramifiés. Ils se disposent autour de la vacuole constituée et subissent la transformation suivante, qui est parallèle à la destruction progressive de l'inclusion. Devenant de plus en plus ondulés, ils renflent leur extrémité en massue pour l'isoler ensuite en grains ronds ; leur corps se résout également en une série de grains primitivement disposés en ligne, puis distribués à travers la cellule ; durant ce temps, le réticulum intracellulaire devient de plus en plus apparent, la substance finement granulée qui occupait l'intérieur des maille se contracte en quelques amas acidophiles disposés à la périphérie de la cellule. Chaque maille s'agrandit et nous trouvons, soit en son centre, soit accolé à un des trabécules qui la forment, le grain provenant de la résolution des chondriocontes. L'aspect de la cellule est complètement changé. Au lieu de la cellule primitive, toujours « pleine » après bonne fixation, nous trouvons une « cellule claire », divisée par des lamelles bien apparentes en une série de logettes qui contiennent des grains. A ce moment, il n'y a plus de plasma ou d'inclusion, si ce n'est quelques amas aci-

dophiles à proximité du noyau et du bord cellulaire. Le noyau conserve toujours jusqu'à ce stade son aspect normal. Il n'y a ni pycnose, ni caryorhéxis ; la membrane nucléaire est à peine plissée et la masse totale de chromatine conserve son aspect habituel. On ne saurait donc pas parler d'une simple dégénérescence cellulaire, opinion contre laquelle protesterait également l'existence d'un chondriome riche et de ses transformations remarquables. Il s'agit ici d'une élaboration de grains spécifiques aux dépens de la totalité du plasma cellulaire, et par l'intermédiaire du chondriome.

Les grains élaborés ne tardent pas à quitter la « cellule claire ». Parfois, on voit celle-ci se détruire et mettre les grains en liberté ; plus souvent, les grains disparaissent des mailles sans que l'on puisse se rendre compte du chemin qu'ils ont pris. Dans ce dernier cas, il s'agit, très probablement, d'une dissolution sur place, dont l'agent est la lymphe, dans laquelle baignent tous les éléments thymiques. Le rôle vital de la « cellule claire » est achevé à ce moment et elle est vouée à la destruction. Après la dissolution des grains, son noyau entre en dégénérescence, la structure de sa chromatine n'est plus reconnaissable, il se rétracte et se plie ; avec lui un peu de substance acidophile en grumeaux persiste dans la « cellule vide », revenue sur elle-même et dont on ne voit jamais la réviviscence.

Je ne crois pas m'abuser en définissant le processus décrit comme expression d'une *sécrétion holocrine* de la part de la cellule épithéliale du thymus. Chez le chien, le chat et le furet, l'englobement d'un lymphocyte constitue normalement l'amorce de cette activité sécrétoire. Nous verrons que, chez d'autres espèces, cette activité peut se réveiller non seulement par suite d'un englobement de la part de la cellule même, mais parfois aussi dans le cas où l'englobement a lieu dans une cellule voisine. Il nous faut donc distinguer deux formes de l'activité épithéliale spécifique — une capacité d'englobement et un pouvoir de sécrétion, deux modes indépendants, mais souvent en relation entre eux.

§ 14. — Les formes d'activité de la cellule épithéliale

Nous avons vu que la cellule épithéliale englobe des éléments étrangers. Dans la majorité des cas, ces éléments englobés sont des lymphocytes, le plus souvent de la petite variété, celle qui compose la majorité de la population cellulaire du thymus. On ne voit que rarement l'englo-

bement d'un grand lymphocyte, jamais d'un granulocyte — cellules pourtant éminemment mobiles. Ceci nous indique que ces images ne doivent pas être interprétées comme dues, au contraire, à une destruction de la cellule épithéliale par les éléments lymphoïdes.

On peut le prouver d'ailleurs directement en dissociant dans une solution faible d'un colorant vital une parcelle de thymus : on verra se colorer l'inclusion et cette coloration ne se propagera à la cellule épithéliale que beaucoup plus tard, au moment de la mort de celle-ci. Ceci nous prouve que c'est bien l'élément englobé qui est en état de vitalité amoindrie, ce qui est corroboré par l'étude des transformations qu'il subit. Sa structure nucléaire devient méconnaissable, de basophile elle se transforme en acidophile pour ne plus former, dans la « cellule claire », que quelques grains confondues avec le cytoplasma.

Mais l'englobement avec destruction subséquente de l'inclusion n'est qu'une modalité du processus, il en existe un autre — c'est la formation de vacuoles ciliées intracellulaires. La cellule épithéliale du thymus a conservé la capacité de toutes les cellules endodermiques à élaborer une différenciation protectrice à son bord externe. Ici nous voyons que la cellule peut assimiler le bord d'une vacuole intracellulaire à une surface externe baignée par le milieu ambiant. Il est difficile de se prononcer sur les conditions de l'apparition de cette bordure différenciée ; je suis enclin à considérer ce résultat comme imputable plutôt au défaut d'activité destructive de la cellule épithéliale elle-même qu'à une résistance anormale de la part de la cellule englobée. En effet, c'est dans le thymus embryonnaire et ceux d'animaux suralimentés que l'on rencontre le plus souvent les vacuoles à cils ou à brosse, et nous verrons plus tard que c'est précisément dans ces conditions que l'activité destructive spécifique de la cellule épithéliale est affaiblie.

Dans ces mêmes conditions, on voit que la cellule épithéliale élabore du mucus ; cette élaboration se fait d'après le mode commun à tous les épithéliums : Une cellule commence par refouler son noyau vers un point de sa périphérie, il devient foncé et s'excave en cupule. Quelques mitochondries deviennent visibles dans la cellule, mais disparaissent aussitôt ; des grains de mucigène remplissent la totalité de la cellule ; ils sont volumineux, irréguliers, unis par des prolongements filamenteux et présentent de plus en plus les réactions du mucus. Il se résolvent en un réseau muqueux (pièces fixées) fortement métachromatique. Que devient le mucus thymique ? Quand la cellule qui l'a élaboré se trouve au bord d'une

cavité, d'un cyste — le mucus recouvre d'une fine couche les cellules bordantes de cette cavité. On le trouve aussi parfois dans la lumière de cette dernière. Mais quand par exception la cellule à mucus est isolée au milieu du parenchyme thymique, elle garde un aspect caractéristique, qui empêche toute confusion avec d'autres éléments épithéliaux.

L'englobement avec destruction de l'inclusion, formation de vacuole bordée de brosse, transformation mucigène, sécrétion holocrine — tout ceci sont des processus que l'on observe dans la cellule épithéliale isolée. Mais le syncytium pluricellulaire lui-même subit des modifications fonctionnelles qui ne sont que la conséquence de l'activité des cellules qui le composent. Tels sont les corps d'Hassal et les Cystes ciliés ou non du thymus.

L'ébauche d'un corps d'Hassal est toujours constituée par la future cellule centrale — une cellule épithéliale contenant déjà un lymphocyte dans son plasma. Cette cellule est englobée à son tour par une des cellules sœurs environnantes ; on rencontre souvent dans le thymus ce stade primitif d'un corps d'Hassal où la cellule centrale est encore bien reconnaissable. L'englobement cesse à un moment donné d'être intracellulaire : la masse centrale devient trop volumineuse pour trouver place au sein d'une seule cellule, aussi hyperthrophiée qu'elle soit. Alors, l'englobement se continue par action combinée et intercellulaire d'un groupe syncytial. L'épithélium entoure de couches serrées et concentriques la masse centrale sujette à destruction. Ainsi qu'on l'a remarqué depuis longtemps, le centre du corps d'Hassal parfait est rempli d'une substance qui paraît amorphe, sans structure apparente.

Il existe d'autre côté des relations directes entre les corps d'Hassal et les grands cystes du thymus. On voit ces derniers se former au dépens de corps d'Hassal et ceci dans les mêmes conditions que les vacuoles intracellulaires au dépens des vacuoles d'englobement. Il existe donc un parallélisme entre l'activité de la cellule épithéliale isolée et l'activité du syncytium épithélial — à l'englobement correspond la formation du corps d'Hassal, à la vacuole à brosse — le cyste cilié. Et de même que la cellule épithéliale isolée achève son cycle par l'élaboration de grains et une destruction finale, de même on voit des grains apparaître dans certaines cellules du corps d'Hassal qui subissent une destruction définitive. Leurs restes sont éliminés par l'action d'eosinophiles que l'on rencontre régulièrement dans l'intérieur des corps d'Hassal dont la destruction est avancée.

Il nous reste à étudier de plus près le contenu de ces formations et les caractères des grains élaborés par les cellules épithéliales.

§ 15. — Etude des corps d'Hassal et des granulations épithéliales

On se rappelle les diverses opinions sur la nature et l'origine des corps d'Hassal que nous avons résumées dans l'*Historique.* Il n'est pourtant pas difficile de se rendre compte d'une manière indiscutable de la nature tissulaire des corps d'Hassal chez le chien et le chat et ceci par une dissociation « à la sonnette ». Dans une telle préparation, on voit sans l'ombre de doute, que les cellules qui composent ces corps sont largement unies par leurs prolongements aux éléments épithéliaux thymiques qui les entourent. On ne voit jamais une fibre connective, en relation avec l'adventice d'un vaisseau, prendre part à la constitution intime de ces organites ; quand un aspect semblable se rencontre, il est de la dernière évidence que la fibre ne fait que contourner le corps d'Hassal, sans qu'aucune des cellules caractéristiques qui le composent soit en relation avec cette fibre. Ce n'est pas seulement leur connexion, c'est tout le port et la structure interne des cellules du corps d'Hassal qui les apparentent aux éléments épithéliaux et à eux seulement : on y retrouve le noyau typique, le plasma réticulé, les inclusions, les mitochondries.

La question n'est guère plus complexe quand il s'agit d'élucider le mode de formation du corps d'Hassal. On trouve, en effet, de nombreuses formes de transition entre la cellule épithéliale à tel ou autre stade fonctionnel et les cellules du corps d'Hassal le plus compliqué et à plusieurs couches concentriques.

Il n'est pas exact que la substance centrale du corps d'Hassal soit homogène : en l'étudiant de plus près, on voit que dans la grande majorité des cas, il existe une certaine différenciation structurelle à laquelle répondent des différences de colorabilité. En employant des colorations multiples et simultanées, nous constatons que la masse centrale se colore, en allant de l'extérieur à l'intérieur, en trois teintes diverses et présente trois structures différentes qui leur correspondent. La partie périphérique, celle qui est adjacente aux cellules épithéliales, est de structure filamenteuse ou granuleuse ; elle se teinte par la couleur acide. La couche suivante est plus compacte, son bord extérieur est irrégulier et comme érodé. Cette couche est également acidophile, mais plus fortement que la précédente.

Au centre, enfin, nous trouvons un amas plus ou moins délimité, compact et fortement basophile ou encore neutrophile. On retrouve ces trois couches dans tous les corps d'Hassal constitués; parfois, le centre est plus volumineux, parfois c'est la seconde ou la troisième couche.

Appliquons maintenant au corps d'Hassal les réactions connues des dégénérescences cellulaires, celles également de quelques produits d'élaboration de cellules, dont on peut soupçonner l'existence dans la substance centrale.

SUBSTANCES	RÉACTIONS QUI LES DIFFÉRENCIENT DU CONTENU DES CORPS D'HASSAL
S. Colloïde.	Coloration acidophile homogène, gonfle à l'acide acétique.
» Hyaline.	Coloration homogène, résiste à l'eau chaude.
» Cornée.	Jaune par le Van-Gieson, gonfle à l'ammoniaque.
» Calcaire.	Grains anguleux, solubles à l'acide chlorhydrique.
» Amyloïde.	Métachromasie, coloration par l'iode.
Mucus	Métachromasie, précipite à l'acide acétique.
Glycogène.	Coloration par l'iode.
Graisse.	Noircit par l'osmium.

Le tableau ci-dessus permet de se rendre compte du résultat que donnent ces réactions : en effet, toutes les réactions caractéristiques citées sont négatives avec les corps d'Hassal.

Il ne s'agit donc pas d'un produit quelconque de dégénérescence cellulaire ; ce n'est pas non plus un produit de sécrétion spéciale des cellules environnantes, car la substance centrale des corps d'Hassal n'est pas homogène, et l'on ne peut remarquer aucun des stades initiaux de ce processus.

Il reste une hypothèse : voyons, s'il ne s'agit pas d'un produit de destruction diastasique des cellules englobées, par analogie avec ce qui se passe avec les lymphocytes à l'intérieur de la cellule épithéliale.

Fixons une parcelle de thymus à l'alcool absolu et menons toutes les opérations nécessaires pour l'obtention d'une coupe colorée, de manière à éviter à notre objet tout contact d'une solution aqueuse. Par suite de ce traitement anhydre, nous obtiendrons l'aspect déjà décrit du centre des corps d'Hassal avec sa division en trois couches, aspect que l'on voit aussi sur les préparations fixées par les fixateurs métalliques. Considérons maintenant une coupe traitée en tout de la même façon, excepté en ce qu'on l'a laissée pendant une heure dans de l'eau distillée : un corps d'Hassal analogue au premier nous montrera les mêmes couches

extérieures, cellules épithéliales englobantes et englobées, mais la cavité centrale sera vide, ou nous ne rencontrerons qu'une petite masse baso- ou amphophile entourée parfois d'un mince liseré acidophile.

Dans une pièce fixée simplement à la chaleur humide, les corps d'Hassal seront béants et ne contiendront qu'une petite boule basophile. Dans les pièces fixées par l'acétone fort et traitées par un procédé anhydre, les corps d'Hassal seront pleins, mais on les verra au contraire vides si on les a fixés par l'acétone additionné d'eau. Après l'acide acétique ou l'acide nitrique à 10 p. 100, le corps d'Hassal sera également vide et la petite masse centrale sera acidophile dans ce dernier cas. Elle devient également acidophile si l'on traite les coupes, fixées à l'alcool ou à l'acétone fort, par une solution de carbonate de soude à 2 p. 100. De même, les corps d'Hassal fixés par l'alcool seront vides après un séjour des coupes dans le chlorure de sodium à 5 p. 100.

Les réactions du contenu des corps d'Hassal sont résumées et comparées aux réactions générales de solubilité de quelques substances albuminoïdes dans le tableau suivant :

MODE DE FIXATION	ÉTAT DU CONTENU DES C. D'HASSAL	PROTÉOSES	ÉTAT DE LA PARTIE CENTRALE DU CONTENU DES C. D'H.	NUCLÉO-ALBUMINES
Eau à 100°	Périphérie disparue.	Dissoutes.	Conservée et basophile.	Précipitées.
Alcool absolu. Traitement anhydre	Conservé entier.	Précipitées.	»	»
Alcool absolu. Traitement à l'eau distillée ou salée à 5 p. 100	Périphérie disparue.	Dissoutes.	»	»
Alcool absolu. Traitement par une solution de carbonate de soude à 2 p. 100	»	»	Conservée mais acidophile.	Dissoutes.
Acétone anhydre	Conservé entier.	Précipitées.	Conservée et basophile.	Précipitées.
Acide chromique à 1 p. 100	Périphérie en partie disparue.	Albumoses précipitées.	»	»
Acide acétique à 10 p. 100	Périphérie disparue.	Dissoutes.	»	»
Acide nitrique à 10 p. 100	»	»	Conservée mais acidophile.	Dissoutes.
Sublimé sol. aqu. sat	Conservé entier.	Précipitées.	Conservée et basophile.	Précipitées.
Osmium à 1 p. 100	»	»	»	»

(Il est bien entendu qu'il s'agit de réactions générales de la plupart des protéoses et nucléoalbumines, la microchimie ne permettant pas de préciser s'il s'agit de peptones, albumoses, acid-albumines, etc.)

Etant donné la concordance de ces réactions jusqu'aux détails, l'aspect morphologique du contenu des corps d'Hassal, leur origine. — suite de

l'englobement des cellules épithéliales par leurs sœurs, — je me crois autorisé de considérer ce contenu comme étant le résultat d'une hydrolyse des cellules englobées. Les albuminoïdes du protoplasma de l'élément englobé sont peu à peu réduits à l'état soluble et forment, quand ils sont coagulés par les réactifs qui précipitent les protéoses, les filaments et les granulations de la couche externe. La couche interne est composée de plasma en voie de protéolyse et la substance du centre même est probablement de nature nucléinique, d'après ses réactions colorantes et sa solubilité.

Il nous faut donc concevoir l'action spécifique des cellules épithéliales du thymus sur les corps qui entrent en contact avec elles — que cela soit des lymphocytes englobés ou des cellules épithéliales entourées du syncytium — comme action digestive, destruction par protéolyse.

Etudions maintenant les granulations que l'on trouve dans les cellules épithéliales. Nous noterons qu'elles n'ont rien de commun avec le contenu des corps d'Hassal et que l'on ne peut nullement les envisager comme des produits de dégénérescence cellulaire, d'autre côté. Nous savons déjà que le noyau de la cellule à grains conserve son aspect normal jusqu'à l'expulsion de ceux-ci ; ce ne sont donc pas des produits de sa désagrégation, comme on l'a dit.

On a pensé que certaines granulations, qui se rencontrent aussi dans les cellules des corps d'Hassal, sont soit de l'*éleidine* ou de la *kératohyaline*. Nous pouvons éliminer de prime abord l'hypothèse concernant l'éleidine, car celle-ci se colore par l'osmium, par la Nigrosine, par l'Orcéine et ne prend pas l'Hématoxyline, toutes réactions opposées de celles des grains épithéliaux. Les gouttelettes de graisse que l'on rencontre parfois dans les corps d'Hassal ne présentent pas la morphologie de l'éleidine, puisqu'elles n'ont jamais de formes irrégulières de taches et de rubans, comme celle-ci (Buzzi). Notons qu'à Jolly et Levin, également, ces granulations n'ont pas donné les réactions de l'éleidine. Ces gouttelettes de graisse sont jaunâtres dans les préparations fixées par les liquides chromiques, ce qui n'a pas lieu pour l'éleidine. Enfin, cette dernière est conservée dans les préparations fixées simplement à l'alcool et inclus par le procédé ordinaire, tandis que les gouttes de graisse des corps d'Hassal disparaissent avec ce procédé.

Les granulations de kératohyaline n'apparaissent pas dans les mailles d'un réticulum comme celles de l'épithélium thymique, et sont beaucoup plus fines ; elles présentent d'ailleurs une métachromasie nette avec le

Violet de Crésyl, la Thionine, le Bleu de Toluidine. Elles sont nettement basophiles, prennent le Carmin, la Safranine, l'Hématoxyline de Delafield. Ni la potasse, 1 à 5 p. 100, ni l'ammoniaque, ni l'acide acétique ne les dissolvent (Waldeier), tandis que les granulations de l'épithélium thymique sont dissoutes par les liquides alcalins et détruites par l'acide acétique ; elles ne se colorent que faiblement par les colorants basiques d'aniline et ne présentent aucune métachromasie. L'Hématoxyline au Fer, qui n'est pas un colorant basique proprement dit, les colore en gris foncé, non en noir comme la kératohyaline, mais l'Hématoxyline ordinaire n'a pas de prise sur elles, le Carmin boraté non plus.

Il nous faut enfin étudier si nos granulations ne sont pas du mucus ou du mucigène. Nous avons déjà constaté qu'une propriété très générale du mucus, la métachromasie, leur manque. Ni avec le Bleu de Toluidine, ni avec le polychrome d'Unna, ni avec la Thionine (fixation et mordançage au sublimé, observation à la lumière artificielle), on ne voit de teinte rouge dans les granulations disposées dans les mailles de l'épithélium. La Safranine, après le Flemming, ne donne pas de métachromasie non plus. Le mucicarmin et la muchaématéine de Mayer, auxquels on peut reprocher plutôt de colorer trop de choses que de ne pas mettre en évidence les moindres parcelles de mucus et de mucigène, donnent des résultats négatifs avec nos grains.

Les granulations de mucus ou mucigène, d'après Langley, prennent des formes irrégulières et par l'alcool fort et par l'acide osmique. Les grains de l'épithélium thymique sont régulièrement globuleux après l'alcool absolu et la solution d'osmium à 1 p. 100, tandis que les grains des cellules muqueuses que l'on rencontre dans le thymus sont ratatinés et unis par des filaments, le tout nettement métachromatique avec les colorants cités plus haut.

Voyons, enfin, la seule réaction microchimique un peu générale des mucines et comparons-la avec ce que nous savons des granulations épithéliales : l'acide acétique précipite et conserve les mucines ; il détruit au contraire et fait complètement disparaître les grains de l'épithélium. Ajoutons que l'acide picrique qui est considéré comme un bon fixateur du mucus et de ses avant-stades, est au contraire un fixateur détestable pour nos granulations, aussi bien que celui de Bouin où à l'action de l'acide picrique se surajoute l'action de l'acide acétique.

Il suffit donc de fixer une parcelle de thymus à l'alcool acétique et de la traiter ensuite par l'osmium pour constater que les grains de l'épi-

thélium ne sont ni de la graisse, ni de l'éleidine (qui seraient conservées et noircies par l'osmium), ni de la kératohyaline (qui serait aussi conservée et se colorerait alors par les couleurs basiques, ni de la mucine (qui serait conservée également et montrerait des grains irréguliers et métachromatiques) : en effet, par cette fixation nos granulations ne seront pas visibles, car elles sont détruites.

Cette sensibilité à l'acide acétique les apparente aux granulations des glandes salivaires séreuses (Metzner, Laguèsse), mais les approche également des grains que l'on observe dans les éléments cellulaires qui subissent la tuméfaction trouble, comme par exemple les cellules du testicule. Cependant, la morphologie et la colorabilité de ces derniers grains est toute autre : ils se fusionnent, sont disposés irrégulièrement et se colorent d'une manière inégale ; tout ceci les différencie nettement des grains de sécrétion de la cellule épithéliale du thymus.

§ 16. — Les formes d'activité du réticulum connectif

Nous avons déjà souligné suffisamment la naissance autochtone des lymphocytes, naissance due à la prolifération du réticulum adénoïde qui se poursuit également chez l'adulte. Ce réticulum exerce pourtant encore un mode d'activité qui, lui non plus, ne présente rien qui puisse caractériser exclusivement le thymus. Je veux parler de la phagocytose des débris cellulaires de la part des éléments connectifs de l'organe. Il est impossible pour l'observateur attentif de confondre ce phénomène avec l'englobement épithélial. Dans ce dernier cas il s'agit de l'englobement de cellules entières, morphologiquement parfaites, et le nombre de ces cellules englobées est limité le plus souvent à une seule cellule. Il se forme une vacuole volumineuse et une série de modifications spéciales de structure fine caractérise suffisamment ce processus.

Les choses se passent autrement quand il s'agit de la phagocytose connective. Elle s'exerce aux dépens des débris cellulaires des lymphocytes pycnotiques — qui dans certaines conditions biologiques apparaissent en grand nombre dans le thymus. C'est également en grand nombre qu'ils sont phagocytés par une seule et même cellule du réticulum, qui ne forme pas de vacuoles volumineuses et persistantes autour de chaque débris. Par contre, ces derniers passent par une série complète de modifications ; la phagocytose débute quand la cellule connective est encore sessile ou même fixée par plusieurs prolongements. On voit que les débris cellu-

laires qui se trouvent dans ses environs remplissent peu à peu son plasma de manière à le bourrer d'inclusions basophiles. La pénétration de ces débris à l'intérieur de la cellule connective est, comme on le conçoit, le résultat d'une activité phagocytaire de la part de cette dernière. Cette activité se manifeste même *in vitro* et j'ai pu suivre sur des dissociations la phagocytose d'un fragment cellulaire accolé à une cellule du réticulum connectif du thymus, suffisamment caractérisée par son noyau fusiforme et ses longs et fins prolongements. Quand la cellule est bourrée de débris, elle se libère de ses connexions, soit que ses prolongements se rétractent, soit que le plasma s'isole des parties fibrillaires; la cellule remplie d'inclusions devient libre; on en trouve dans les coupes qui sont encore unies par un fin prolongement aux cellules sœurs. Isolée, la cellule acquiert une forme arrondie, mais conserve quelque temps un noyau allongé, puis celui-ci s'arrondit aussi et devient pareil à un noyau lymphoïde. Pourtant, le plasma n'est pas basophile et se colore en rose franc par le T-E-N, entre les inclusions qui sont intensément bleues. Nous assisterons maintenant à une série de transformations de l'affinité de ces dernières.

Peu à peu, de basophiles et foncées, elles deviennent neutrophiles avec une tendance de plus en plus prononcée de prendre la teinte verte avec le T-E-N, ce qui est dû à une « naphtolophilie » particulière. Cette naphtolophilie se voit aussi bien sur des pièces et frottis à l'alcool ou à la chaleur humide, que sur ceux qui ont passé par les liquides chromiques. Ces derniers liquides donnent parfois une teinte jaunâtre aux inclusions des phagocytes conjonctifs, ce qui a pu donner lieu à la confusion faite par certains auteurs qui ont parlé d'éléments à grains chromaffines dans le thymus. On voit au stade suivant la cellule remplie de naphtolophiles exclusivement. De temps en temps, on rencontre une cellule dont les inclusions présentent des teintes intermédiaires entre le bleu foncé des lymphocytes pycnotiques et le vert de leur modification naphtolophile. Bientôt commence à apparaître une nouvelle modification : le plasma creusé d'inclusions devient peu à peu légèrement métachromatique, les inclusions naphtolophiles volumineuses commencent à fondre et parallèlement apparaissent, d'abord à la périphérie de la cellule, des grains métachromatiques. Ils deviennent nombreux et finissent par remplir la cellule au sein de laquelle reste encore parfois en témoin quelque inclusion naphtolophile. Durant toute cette série de modifications, le noyau n'a pas changé d'aspect.

Les affinités de la cellule constituée avec la mastzelle sont trop frap-

paintes pour qu'on hésite à croire à la naissance histiogène de mastzellen thymiques.

Remarquons que le nombre de mastzellen que l'on trouve dans les environs du thymus est énorme, surtout dans les organes où l'on observe en même temps la phagocytose connective et des lymphocytes pycnotiques. Ceci se voit bien dans les préparations étalées et ne frappe pas tant dans les coupes, car dans ces dernières on n'arrive à voir à la fois que les quelques mastzellen de la périphérie d'une tranche donnée.

Il nous reste à étudier quelques caractères histochimiques saillants de cette lignée évolutive qui, aux dépens de phagocytes connectifs à inclusions, aboutit à la formation de mastzellen histiogènes : Les corps tingibles basophiles présentent l'insolubilité habituelle des noyaux cellulaires, mais sont digérés par une application prolongée de pancréatine, tandis que les grains naphtolophiles se caractérisent par une résistance et une inattaquabilité vraiment remarquable — ni les acides bouillants, ni les alcalis, ni la digestion pancréatique poussée à tel point qu'il ne reste de la coupe que des fibres conjonctives elles-mêmes déjà attaquées, ne peuvent solubiliser les granulations naphtolophiles (fig. 30 pl. IV). Il serait possible que nous ayons ici affaire à une véritable nucléine. Les premières granulations métachromatiques qui apparaissent dans notre cellule sont peu ou pas du tout solubles dans l'eau distillée (après fixation), mais bientôt tous les grains métachromatiques offrent la solubilité caractéristique des vraies mastzellen.

Je m'en voudrais de ne pas mettre en parallèle ces faits avec les observations sur la destruction des noyaux des tissus effectuée par les ferments injectés (Gerber et Salkind) ; ce sont ici les mêmes phénomènes de pycnose, d'amphophilie et de métachromasie, qui semblent être l'expression optique du processus chimique de dédoublement progressif des composés nucléiniques.

Encore une forme d'activité connective se voit avec une grande netteté dans le thymus du chien. C'est la formation de fibrilles connectives épaisses qui pénètrent l'organe et qui en transforment absolument l'aspect chez les individus âgés. C'est également à la fonction connective que doit être rapportée la vasoformation très variable avec l'âge et l'état physiologique de l'individu.

La formation de granulocytes dans le thymus est également due à la modification spéciale que subit le plasma de certaines cellules lymphoïdes en se remplissant de grains éosinophiles. Le nombre des cellules de cette

catégorie n'est grand que dans le thymus présentant un état spécial d'évolution. Leur fonction semble être la destruction d'éléments épithéliaux qui se sont transformés en « cellules foncées ».

Nous avons passé en revue la presque totalité des cellules et des formations qui se rencontrent dans le thymus du chien et du chat ; nous avons suivi les transformations physiologiques d'ordre normal qu'ils subissent, nous les observerons au chapitre suivant dans les conditions modifiées par l'expérimentation.

Notons ici que l'on peut exprimer simplement l'état d'activité d'un thymus donné en employant la « formule thymique » (pour la technique de son établissement V. SALKIND, 1913).

On pourrait écrire cette formule thymique de la manière suivante :

$$\frac{(\mathrm{L}m^{(2)} + \mathrm{L} + \mathrm{l} + \mathrm{C}p + \mathrm{A}c + \mathrm{E}d)}{(\mathrm{E}m^{(2)} + \mathrm{E}i + \mathrm{E} + lpy + \mathrm{C}i + nph + mzl)} = \frac{\mathrm{L}}{\mathrm{E}}$$

où seraient :

L*m* ⁽²⁾, les lymphocytes en mitose, que l'on devrait, vu leur importance, prendre en nombre multiplié par lui-même ;

L, les grands lymphocytes ;

l, les petits lymphocytes ;

C*p*, cellules à prolongements connectifs du réticulum adénoïde ;

A*c*, les granulocytes acidophiles ;

E*d*, les cellules épithéliales foncées, en dégradation ;

E*m* ⁽²⁾, cellules épithéliales en mitose, également prises au nombre carré ;

E*i*, cellule épithéliale avec inclusion englobée ;

E, les cellules du syncytium épithélial ;

l*py*, les lymphocytes en pycnose ;

C*i*, phagocyte conjonctif à inclusions ;

nph et *mzl*, les cellules à grains naphtolophiles et à granulations métachromatiques (mastzellen).

La fraction $\frac{\mathrm{L}}{\mathrm{E}}$ exprimera alors la relation entre le chiffre des éléments caractérisant l'évolution *lymphoïdique* (nominateur) et le nombre des éléments symptomatiques pour le processus de la *délymphoïdisation* (dénominateur).

Chap. V. — Histophysiologie expérimentale

§ 17. — Les variations de la fonction épithéliale sous l'influence de l'abondance ou de la pénurie de nourriture.

Exp. 1. — Prenons trois jeunes chiens de la même portée, au moment où ils cessent de téter, c'est-à-dire à l'age de six semaines ; mettons-en un au régime normal de 150 cc. de lait et de 20 gr. de pain par jour, l'autre au régime double, et le troisième au régime diminué de moitié. Le chien normal se comporte très bien avec la dose citée ; le chien suralimenté accepte facilement son repas augmenté, a un peu de diarrhée le deuxième et le troisième jour, puis tout rentre dans l'ordre ; le chien inanitié ne maigrit pas beaucoup, mais cherche continuellement de la nourriture, ce qui fait qu'on est obligé de le surveiller de près pour éviter qu'il n'avale des substances indigestes telles que terre, crottin, etc.

Les animaux sont sacrifiés au bout d'une semaine et leur thymus fixé au Flemming et au Zenker. Le thymus est volumineux chez le chien normal et chez le suralimenté, beaucoup plus petit chez l'inanitié. Sur les coupes provenant du chien normal, on voit l'image habituelle du thymus canin de cet âge. Sa formule est $\frac{68}{11} = \frac{L}{E}$, son épithélium montre quelques stades de sécrétion, il y a des corps d'Hassal peu nombreux.

Le thymus du chien inanitié est autrement caractéristique : l'organe est manifestement « involué » — les follicules possèdent une substance centrale volumineuse et claire, la bordure périphérique à lymphocytes est réduite à une mince zone, les vaisseaux sont multipliés, surtout dans la substance centrale. Les images de phagocytose connective sont extrêmement nombreuses, des mastzellen remplissent les travées; on trouve en même temps de multiples naphtolophiles. Les mitoses ne se rencontrent que très rarement et que dans la zone externe. La formule est $\frac{42}{137} = \frac{L}{E}$

L'étude de la structure fine de l'épithélium indique une exagération certaine de son activité : certaines cellules épithéliales sont pleines de mitochondries en bâtonnets, en spirilles, en spermatozoïdes. D'autres présentent des stades d'élaboration de secret — vacuole à lamelles, grains. En même temps le nombre des corps d'Hassal est près du triple sur une surface donnée de coupe par comparaison avec le chien normal. Pas de formations concentriques, pas de mucus, très peu de cavités à cils.

Le chien suralimenté donne une « belle » préparation de thymus : les follicules sont arrondis, gonflés, pour ainsi dire, par le nombre immense des lymphocytes qui les remplissent de manière à empiéter largement sur la substance centrale. Les vaisseaux ne diffèrent pas de ceux du chien normal; on trouve des acidophiles, des plasmazellen, des multiples mitoses conjonctives et lymphocytaires, mais, comme toujours, peu de mitoses épithéliales. Formule thymique : $\frac{L}{E} = \frac{79}{21}$. A l'immersion on cherche longtemps avant de trouver une cellule épithéliale caractéristique. Leur aspect est changé, le noyau est plus petit, plus foncé (le suc nucléaire — si clair d'ordinaire — prend ici la couleur basique) le plasma ne contient que quelques mitochondries en grains ; une ou deux images de sécrétion dans la totalité de la coupe, comprenant une dizaine de follicules. La phagocytose conjonctive est nulle, il n'y a pas d'images d'englobement épithélial, pas de corps d'Hassal, mais des cystes ciliés, des cellules muqueuses.

En résumé, le thymus du chien inanitié possède un épithélium fonctionnel, un réticulum conjonctif en phagocytose, ses lymphocytes sont en diminution et destruction. Le thymus du chien suralimenté est un organe à épithélium inactif, à réticulum conjonctif proliférant, donnant naissance à de nombreux lymphocytes qui s'y multiplient activement.

Exp. II. — Répétons l'expérience avec des chiens plus âgés, de trois mois d'âge ; cette fois, laissant en liberté le chien au régime normal, donnant de la nourriture jusqu'à refus au chien suralimenté, soumettant au jeûne absolu le troisième chien. Il supporte le jeûne pendant 10 jours ayant de la boisson (eau) à volonté. On obtient les résultats suivants : chez le chien normal rien de particulier à signaler. Le chien inanitié ne possède, pour ainsi dire, pas de thymus, sa place est occupée par du tissu cellulaire aérifère, presque privé de graisse, dans lequel on retrouve des vestiges thymiques sous forme d'îlots isolés, mais néanmoins très vascularisés et parcourus par de fortes fibrilles conjonctives qui en modifient sensiblement l'aspect. Des lymphocytes rares et espacés se trouvent entre les mailles de la trame thymique ; il y a quelques mastzellen dans les travées de la périphérie, mais on cherche vainement des naphtolophiles. L'épithélium central est envahi par la sclérose conjonctive, il n'y a pas d'images de sécrétion, les corps d'Hassal sont en pleine désagrégation et entourés eux aussi d'épaisses formations connectives. Il n'y a pas du tout de mitoses, mais de nombreux lymphocytes pycnotiques.

Le chien suralimenté de cette expérience ressemble au chien suralimenté de l'expérience précédente ; même aspect du thymus, sauf que le dépôt de graisse dans les environs de l'organe est plus volumineux, simulant même une division en lobes, mais il n'y a pas de dépôt de graisse dans le thymus même.

Exp. III. — Varions l'expérience de la manière suivante : cinq jeunes chiens de la même portée de près de trois mois d'âge sont divisés en deux lots : dans le premier, un chien est suralimenté, un autre sert de contrôle ; dans le second lot, tous les trois chiens sont inanitiés progressivement, en diminuant journellement leur ration d'un dixième. Ces trois derniers chiens sont autopsiés de quatre jours en quatre jours. Le premier chien de ce lot (quatre jours d'inanition progressive) ne présente que peu d'intérêt, la différence avec le thymus du chien de contrôle porte surtout sur la vascularisation plus forte du thymus, dont le volume est légèrement diminué. Les images de sécrétion ne sont pas de beaucoup plus nombreuses que chez le contrôle. Faible commencement de délymphoïdisation avec naphtolophiles, mastzellen, mais aussi quelques acidophiles. Des cystes ciliés, des corps d'Hassal en nombre habituel, pas de cellules muqueuses. Le second chien (huit jours d'inanition progressive) possède un thymus dont la délymphoïdisation est déjà beaucoup plus marquée. On rencontre des lymphocytes pycnotiques en masse et un grand nombre de mastzellen, de nombreuses images d'englobement épithélial. La sécrétion semble également être en pleine activité, car les cellules à loges polyédriques sont extrêmement nombreuses. La formule thymique de ce chien est $\frac{L}{E} = \frac{56}{92}$.

Le troisième chien (douze jours d'inanition dont deux de jeûne complet) présente un stade précieux pour l'interprétation du chien inanitié de l'expérience précédente ; en effet, son thymus est en train d'être envahi par le connectif, l'épithélium est près de l'épuisement. Les travées conjonctives s'épaississent et tendent à dissocier l'organe qui est déjà fortement vascularisé, et par là même s'offre en proie au tissu conjonctif entourant les vaisseaux béants. Les images de sécrétion se font rares, il y en a encore, pourtant, ainsi que des corps d'Hassal pluricycliques et volumineux. On assiste à la formation de cystes ciliés aux dépens de ces dernières formations (fig. 17, pl. III). Il y a déjà peu de lymphocytes et parmi ceux qui restent, près de la moitié sont plus ou moins pycnotiques. A remarquer, que la zone où il y a encore le plus de lympho-

cytes est la zone intermédiaire entre la « moelle » et « l'écorce », ce qui donne un aspect spécial au thymus vu au faible grossissement.

Je me contenterai de citer ces trois expériences, d'autres m'ayant donné des résultats absolument superposables, sauf les essais d'inanition chez les chiens adultes, sur lesquels nous reviendrons plus tard. Essayons donc de tirer une conclusion des observations précédentes : chez le jeune chien une diminution de la ration journalière normale provoque un changement de volume et de la structure interne du thymus ; une augmentation de la ration provoque également un changement, mais de signe opposé.

Dans le premier cas, le nombre des lymphocytes de l'organe diminue ; dans le second, il augmente ; dans le premier cas, la structure fine de l'épithélium subit un changement que j'interprète comme l'expression d'un acte de sécrétion. Dans le second cas, l'épithélium subit également un changement, mais d'une nature autre : il se transforme en « cellules foncées », inactives.

Les autres éléments du thymus canin se comportent également d'une manière différente dans le cas d'inanition et de suralimentation : Dans le premier cas, le tissu conjonctif commence par exercer une fonction phagocytaire active sur les lymphocytes détruits ou en train de l'être ; ce tissu donne lieu à la formation dans l'intérieur du follicule d'épaisses fibrilles connectives et dans les travées — en les élargissant — à la dissociation de l'organe ; dans le second cas, celui de la suralimentation, ce tissu conjonctif donne naissance à de jeunes cellules qui se transforment en lymphocytes.

Il est donc permis de considérer l'action de la ration alimentaire diminuée comme action excitante en ce qui concerne l'activité sécrétoire de l'épithélium, action déprimante en ce qui concerne la lymphocytogénèse ; en même temps, la diminution de ration correspond à l'exaltation de la faculté phagocytaire de l'élément conjonctif et — poussée à ses limites — provoque la sclérose de l'organe.

Faut-il essayer d'établir des relations de cause à effet entre ces divers phénomènes se rencontrant dans le même organe sous l'influence du même agent — le jeûne ?

La constatation de la simultanéité régulièrement répétée d'une série de phénomènes nous suffit pour les considérer comme enchaînés les uns aux autres par les liens de la nécessité. Toute autre est la question, lequel de ces phénomènes est à considérer comme primordial, comme

constituant la raison suffisante de l'existence des autres. Ici, forcément entre en jeu l'évaluation subjective, qui peut pourtant rester scientifique à condition de ne baser que sur les faits du même ordre expérimental.

Nous essayerons d'élucider ces relations par une série d'expériences *in vivo* et *in vitro*.

§ 18. — Variation de la fonction épithéliale sous l'influence de la pilocarpine

Exp. IV. — Injectons à un chien nouveau-né 0,02 centigr. de chlorhydrate de pilocarpine sous la peau de la cuisse ; s'ensuivront les phénomènes classiques de la salivation, larmoiement, sudation. Prélevons son thymus au bout d'une demi-heure, fixons au Flemming et Zenker. débitons-le en coupes après inclusion à l'acétone-éther. Comparons les images obtenues à ceux du thymus des deux de ses frères normaux. Au faible grossissement, nous ne verrons aucune différence entre les trois cas, mais à l'immersion on constate chez l'animal injecté, que les cellules épithéliales du centre des follicules présentent plus souvent les images de sécrétion. Remarquons qu'il n'y a que peu de lymphocytes pycnotiques dans ce thymus et que les corps d'Hassal se présentent à peu près en même nombre et sous le même aspect dans les trois cas.

Exp. V. — Répétons l'expérience avec la même dose chez deux chiens plus âgés — de trois à quatre jours. Prélevons le thymus chez l'un au bout d'une demi-heure, chez l'autre au bout d'une heure et demie. Un troisième chien servira de contrôle. Le résultat obtenu chez le chien ayant survécu une demi-heure n'est guère plus caractéristique que dans l'expérience précédente ; ce n'est donc pas au trop jeune âge qu'est imputable la non excitabilité relative de l'organe. En effet, le chien qui a survécu une heure et demie indique nettement que les modifications du thymus sous l'influence de la pilocarpine exigent du temps : ici, nous trouvons de multiples et nettes images de sécrétion en même temps que des lymphocytes en pycnose au milieu du follicule ; il y a également des signes de phagocytose conjonctive dans la périphérie.

Exp. VI. — Injectons maintenant à des jeunes chiens de quelques jours d'âge des doses successivement augmentées de pilocarpine. Le résultat obtenu ne sera pas plus accentué avec la dose trois fois plus forte qu'avec la dose déjà employée. Disons dès maintenant qu'avec la pilocarpine on constate toujours la présence d'un nombre assez grand de lym-

phocytes pycnotiques, mais jamais on n'arrive à une délymphoïdisation thymique accentuée, telle qu'elle est produite par le jeûne. Si l'on augmente la dose, on arrive à toucher une limite au-dessus de laquelle l'alcaloïde est inactif :

Exp. VII. — Un jeune chien d'une semaine, pesant 600 gr. reçoit un décigramme de chlorhydrate de pilocarpine ; les phénomènes habituels deviennent tumultueux et l'animal meurt au bout d'une heure par asphyxie produite par la masse de mucus bronchique. Le thymus traité de manière habituelle paraît absolument normal, peut-être un peu plus vascularisé que de coutume ; aucune augmentation d'images de sécrétion, pas de pycnoses.

D'autres expériences de ce type m'ont montré que la limite qui ne doit pas être dépassée pour voir se produire une action dans le thymus, est de 0,1 décigramme par kilo de poids de jeune chien[1]. Ces expériences, avec une dose trop forte, sont intéressantes à deux points de vue :

1° Ces expériences prouvent que les éléments sécréteurs du thymus réagissent à la pilocarpine de la même manière que d'autres éléments sécréteurs de l'organisme : une dose trop élevée amène à la place d'excitation des terminaisons nerveuses leur paralysie ; 2° elles montrent, que l'interprétation qui voudrait voir dans les images que j'ai décrites, des signes de simple dégénérescence épithéliale — dégénérescence accélérée par l'action toxique de l'alcaloïde — est mise en faute par l'observation, que les doses fortes, donc plus toxiques, n'occasionnent au contraire aucune « dégénérescence », et ceci après un laps de temps largement suffisant pour la manifestation de leurs effets : la dose limite pour le thymus n'étant pas nécessairement une dose mortelle pour l'animal.

Une autre conclusion découle de ces expériences — sans parler de la principale : la preuve expérimentale de la fonction sécrétoire de l'épithélium thymique — c'est l'indication du mode de fonctionnement de celui-ci : pour agir par suite d'une injection de pilocarpine, ce fonctionnement est sous la dépendance du système nerveux.

§ 19. — Action d'extrait thymique *in vitro* sur les émulsions cellulaires

En présence des résultats que nous ont donnés les expériences précédentes, il devient intéressant de pénétrer plus en avant dans l'étude du

1. La dose peut être un peu plus élevée pour le chat, mais ne doit pas dépasser 0,15 cent. par kilo.

mécanisme de l'action réciproque des éléments thymiques, de manière à se rendre compte de ce qui est dû à chacun d'eux.

Dans ce but un extrait thymique I est préparé de la manière suivante : la moitié d'un thymus de jeune chien est dilacérée dans quelques centimètres cubes d'une solution de *NaCl* à 0, 8 p. 100 à 38 degrés. Le liquide devenu opalescent est filtré à travers de la gaze, trituré avec du sable et libéré d'éléments en suspension soit pas décantation, soit par filtration, jusqu'à ce que l'observation microscopique n'y montre aucun élément cellulaire.

Un extrait II est préparé avec la seconde moitié du thymus par trituration immédiate, soit avec du sable fin, soit avec de l'émeri, et libéré ensuite d'éléments en suspension.

Une émulsion cellulaire A est préparée en dissociant le pancréas-aselli du même chien dans du *NaCl* à 0,8 p. 100. Une autre, — B, par dissociation de ses ganglions lymphatiques inguinaux. Du sang prélevé par section de l'artère caudale du chien vivant est conservé incoagulé soit par addition de 0,5 p. 100 de citrate de soude, soit grâce au récipient paraffiné où il est introduit directement en sortant du vaisseau. L'observation microscopique indique la composition presque exclusivement lymphocytaire des émulsions A et B.

Exp. VIII. — On additionne dans un récipient paraffiné 2 cc. de la suspension cellulaire A par 2 cc. de l'extrait thymique I et on laisse une heure à l'étuve à 38 degrés ; au bout de ce temps, le mélange est agité, une goutte de volume connu prélevée à l'aide d'une pipette graduée et observée *in vivo*, l'autre fixée et colorée entre lame et lamelle par le T-E-N. Le microscope montre un nombre de lymphocytes deux fois moindre que dans A (par suite de la dilution). Les éléments cellulaires ont un aspect normal plusieurs sont modérément mobiles dans la préparation observée *in vivo*. Dans la préparation colorée, 86 lymphocytes présentent un noyau à chromatine distincte, 10 sont pycnotiques.

On répète l'expérience précédente, mais en remplaçant la suspension A par la suspension B. L'aspect *in vivo* est pareil ; à la coloration, 63 lymphocytes ont une chromatine nette, 7 sont pycnotiques.

Exp. IX. — La suspension cellulaire A est additionnée à parties égales d'extrait thymique II. Après une heure d'étuve, une goutte *in vivo* ne montre pas d'éléments mobiles ; coloré, elle donne 50 lymphocytes pycnotiques et 22 normaux.

La suspension cellulaire B donne dans les mêmes conditions 44 lymphocytes pycnotiques et 13 normaux.

Exp. X. — Du sang citraté est additionné d'extrait thymique I ; après une heure d'étuve une préparation montre les globules rouges intacts, les globules blancs ne présentant rien de particulier.

Le sang citraté est additionné d'extrait thymique II : les globules rouges sont toujours intacts, parmi les granulocytes il n'y en a que peu à structure nucléaire anormale, mais un grand nombre de lymphocytes sont pycnotiques.

Exp. XI. — 5 cc. de sang en récipient paraffiné sont additionnés de 1 cc. d'extrait A. La coagulation est complète au bout de 1 heure 20.

Du sang en récipient paraffiné est additionné dans les mêmes conditions d'extrait II ; la coagulation est parfaite au bout de 1 heure 10.

Exp. de contrôle :

Exp. XII. — L'émulsion cellulaire A est additionnée de 2 cc. de liqueur physiologique. Au bout d'une heure d'étuve, quelques lymphocytes sont mobiles ; colorés, 70 normaux ; 12 sont pycnotiques.

2 cc. d'émulsion B sont dilués dans 2 cc. d'eau physiologique : 66 lymphocytes sont normaux, 10 pycnotiques.

Le sang en récipient paraffiné est additionné en proportion de 5 : 1. d'eau physiologique. Il se prend au bout de 1 heure et demie.

Exp. XIII. — L'extrait thymique I est soumis à l'ébullition, refroidi à 38 degrés ; il est ajouté à l'émulsion A (2 cc. + 2 cc.). Résultat : 81 (ou 82) lymphocytes normaux, 15 (16) sont pycnotiques.

L'extrait thymique II est soumis à l'ébullition ; à 38° il est ajouté à l'émulsion A. (2 cc. + 2 cc.). La numération donne : 8 pycnotiques et 64 lymphocytes normaux.

Avec les extraits I et II chauffés à 100° et ajoutés à l'émulsion B on obtient 10 pycnotiques et 60 normaux ; 13 pycnotiques et 62 normaux.

L'enseignement de cette série d'expériences qui, répétée avec de petites variantes, m'a donné à plusieurs reprises des chiffres analogues, est, je crois, le suivant :

L'extrait thymique I préparé par dissociation simple du thymus contient principalement des lymphocytes, les éléments sessiles n'étant presque pas lésés ou détachés par ce procédé. Trituré et filtré, cet extrait ne contient plus de cellules qui fausseraient le dénombrement ultérieur, mais leurs principes actifs ont passé dans le liquide. La filtration qui pour-

rait retenir les substances à poids moléculaire élevé, n'est pas une cause d'erreur, puisque II est filtré également et d'ailleurs je me suis servi avec le même résultat d'extraits privés d'éléments cellulaires par décantation.

L'extrait thymique II trituré tel quel contient la totalité des substances actives du thymus, c'est-à-dire par opposition à l'extrait I il contient en plus les substances des éléments sessiles du syncytium épithélial et du réticulum connectif. Les émulsions A et B, qui — on le voit — se comportent sensiblement de la même manière, contiennent des lymphocytes vivants.

	EAU A 0,8 P. 100 NACL.		EXTRAITS NON CHAUFFÉS				EXTRAITS CHAUFFÉS A 100°			
					II				II	
	L. normaux	L. picnot.	L. normaux	L. picnot.	L. normaux	L. picnot.	L. normaux	L. picnot.	L. normaux	L. picnot.
Emulsion A	70	12	86	10	22	50	81	16	64	8
Emulsion B	66	10	63	7		44	60	10	62	13

(Une certaine diminution du chiffre absolu des lymphocytes avec l'extrait II peut être due à la dissolution totale d'un certain nombre parmi eux.)

Le résultat saillant de cette série d'expériences est donc le suivant : le thymus contient des substances destructives en particulier envers les lymphocytes de l'organisme ; ce sont les éléments sessiles du thymus auquel sont dues ces substances. Ces dernières sont thermolabiles et n'exercent aucune action appréciable sur la coagulation du sang.

Immédiatement se posent à l'esprit deux questions : cette destruction est-elle exercée seulement envers les lymphocytes étrangers au thymus ? Est-ce l'élément connectif ou l'élément épithélial qui joue un rôle dans leur élaboration ?

La première trouve une réponse négative dans l'expérience suivante :

Exp. XIV. — Un thymus de jeune chien est dissocié dans l'eau physiologique, les lambeaux thymiques sont retirés et triturés à part. Le produit de cette dernière opération privé d'éléments cellulaires est ajouté en proportions égales à l'émulsion obtenue — résultat de la dissociation — et qui contient, comme le montre le microscope, presque exclusivement des lymphocytes thymiques. Après deux heures d'étuve, cette émulsion

montre 42 pycnotiques et 32 lymphocytes normaux. L'émulsion thymique pure de contrôle montre 119 lymphocytes intacts et 20 pycnotiques.

Les lymphocytes propres du thymus sont donc détruits également par l'action des éléments sessiles.

La seconde question est plus complexe — il est, je crois, impossible de mettre exactement à part l'épithélium et le connectif thymique. On est donc obligé d'employer des voies indirectes : 1° on peut comparer le thymus avec les ganglions lymphatiques ou la rate, contenants également du tissu conjonctif réticulé et doué de propriétés phagocytaires, mais privés d'épithélium ; 2° on peut s'adresser à la variation physiologique du thymus sous l'influence du jeûne ou de la suralimentation, ce qui, comme on l'a vu, a une répercussion sur l'abondance relative et l'activité fonctionnelle de l'épithélium et du connectif.

Dans le premier ordre d'idées sont faites les expériences suivantes :

Exp. XV. — Une partie de rate de jeune chien est triturée, le liquide, fortement rosé, est privé d'éléments suspendus ; on le fait agir durant une heure à 38° sur une émulsion de pancréas-aselli.

Lymphocytes normaux 92,
— pycnotiques 29.

On fait agir la même trituration sur une émulsion de rate obtenue par dissociation. Pas de résultat probant étant donné la variété d'éléments et la présence d'un grand nombre de pycnotiques dans l'émulsion de contrôle.

On fait agir la même trituration sur une émulsion (épaisse) de lymphocytes thymiques.

Lymphocytes normaux 221,
— pycnotiques 58.

Exp. XVI. — Un ganglion inguinal est trituré en entier et on le fait agir sur la même émulsion de lymphocytes thymiques.

Lymphocytes normaux 245,
— pycnotiques 33.

Comme contrôle, une trituration thymique agissant sur l'émulsion de pancréas-aselli donne :

Lymphocytes normaux 56,
— pycnotiques 62.

Sur une émulsion riche en lymphocytes thymiques,

Lymphocytes normaux 81.
— pycnotiques 130.

Il est donc évident que, bien que la rate, notamment, soit douée d'un pouvoir destructif indéniable, celui-ci est nettement inférieur au pouvoir correspondant des triturations du thymus.

Exp. XVII. — Pour employer la seconde voie, j'ai soumis au jeûne absolu pendant 48 heures deux jeunes chiens de trois mois, deux autres un peu plus âgés ont été abondamment nourris durant ce laps de temps. Les triturations des thymus des deux premiers faites après dissociation m'ont donné en agissant sur une émulsion de leur propre pancréas-aselli les chiffres suivants :

1er L. normaux 48
L. pycnotiques 76
2e L. normaux 51
L. pycnotiques 85.

Après action sur le pancréas-aselli d'un des chien suralimenté (pour éviter l'objection d'une labilité spéciale des lymphocytes du thymus inanitié) — on obtient :

1er L. normaux 36
L. pycnotiques 63
2e L. normaux 38
L. pycnotiques 49.

C'est-à-dire au total 273 pycnotiques pour 173 normaux.

Exp. XVII. — Tandis qu'une trituration pareille des thymus des chiens suralimentés donne avec leur propre pancréas-aselli :

3e L. normaux 42
L. pycnotiques 58
4e L. normaux 49
L. pycnotiques 74.

En faisant agir cette trituration sur le pancréas-aselli des deux premiers chiens, on a

3e L. normaux 50
L. pycnotiques 72
4e L. normaux 59
L. pycnotiques 76.

C'est-à-dire en tout 280 pycnotiques contre 200 normaux.

En % %, le nombre de lymphocytes normaux étant pris pour 100, le thymus lymphoïdique donne 140 % de lymphocytes pycnotiques ; le thymus délymphoïdisé 158 %.

On voit donc que le thymus délymphoïdisé présente un pouvoir

destructif supérieur au thymus lymphoïdique. En comparant les chiffres obtenus dans ces dernières expériences et dans celles où l'on a fait agir les extraits de rate et de ganglion, je me crois autorisé d'attribuer le pouvoir destructif du thymus envers les lymphocytes principalement à son activité épithéliale.

Je rappellerai à ce propos que Conradi, Kutscher et Jones ont constaté la présence d'une diastase protéolytique et nucléolytique dans le thymus, dont l'action destructive sur la substance nucléaire des globules rouges des oiseaux a été notée par Araki.

§ 20. — Variations de la fonction connective. Greffe thymique

Délaissons pour le moment l'épithélium thymique et poursuivons l'étude expérimentale de l'activité de l'élément connectif.

Nous avons vu (§ 16) que ses cellules contiennent souvent de multiples inclusions, sont capables de se libérer de leurs attaches en devenant des phagocytes libres, transforment les éléments inclus en grains de variable affinité, pour devenir en dernier lieu de mastzellen périthymiques. Etudions l'action de quelques conditions expérimentales sur ces éléments.

Si l'on injecte dans le médiastin une poudre de carmin, on la retrouve dans les préparations de thymus, mais surtout dans les ganglions périthymiques. Le carmin d'ailleurs n'est pas une substance de choix pour cette sorte d'expériences, les conditions de sa solubilité étant indéterminables dans les milieux alcalins de l'organisme. J'ai préféré m'adresser au charbon pulvérisé qui permet toutes les fixations et qui, à condition de ne pas être confondu avec les précipités (évitables par un traitement approprié), présente toutes les garanties nécessaires. J'ai également employé le vermillon et le noir de seiche (lavé et bouilli) sans plus d'avantages.

Dans tous ces cas j'ai retrouvé dans le thymus une notable partie des substances injectées dans le médiastin. Ce sont évidemment les voies lymphatiques qui les apportent dans l'épaisseur de l'organe et j'ai déjà tiré profit d'une autre substance analogue, le carmin d'indigo, pour l'étude de ces voies (§ 4). Ici ce qui nous intéresse, c'est la manière de se comporter du connectif thymique envers ces substances. Je dis « du connectif », car en aucun cas je n'ai pu voir des grains de charbon, etc., dans l'intérieur des éléments épithéliaux, des corps d'Hassal, etc. Les lymphocytes thymiques non plus ne semblent pas être doués de propriétés pha-

gocytaires : s'il arrive d'en voir qui paraissent être porteurs de quelques poussières de charbon, une observation attentive aux forts grossissements permet de constater qu'il s'agit d'un accolement et non d'une phagocytose vraie. Au contraire, les cellules de la capsule, des travées grosses et fines, et les cellules du réticulum connectif intrafolliculaire se chargent indiscutablement de grandes quantités de charbon qui remplit leur plasma. Quel est leur sort ultérieur ? Ainsi que dans les cas physiologiques des cellules à inclusions, elles se détachent de leur support réticulaire et — activement ou emportées par le courant lymphatique — quittent le follicule, le thymus ensuite ; on les retrouve dans la paroi de l'intestin grêle des animaux injectés.

Exp. XIX. — Un jeune chien à la mamelle qui recevait journellement pendant dix jours une seringue de Pravaz de suspension de charbon dans le médiastin en a conservé une notable partie dans le connectif thymique, les ganglions périthymiques, cervicaux et bronchiques. Ses excréments contenaient du charbon et une coupe de l'iléon en montrait la présence à l'intérieur des plaques de Peyer et dans les cellules migratrices de la couche sous-épithéliale.

Ces injections nous montrent *ad oculos* les propriétés de phagocytose du connectif thymique, phagocytose exercée au dépens de substances quelconques. L'absence de ces substances dans l'épithélium thymique qui, pourtant, comme on le sait, est capable d'englobement, semble indiquer qu'il n'exerce cette propriété qu'envers des éléments déterminés, tels que, le plus souvent, les lymphocytes.

La phagocytose n'est pas la seule expression de l'activité du connectif. Nous avons vu qu'une jeune cellule connective se détachant de son support réticulaire peut se muer en cette petite cellule thymique, qu'est le lymphocyte. J'ai cherché à déterminer les conditions de cette fonction ayant recours à deux procédés — l'injection d'iode et la saignée. Je me suis heurté à deux échecs. On a constaté à maintes reprises que l'iode agit positivement sur la leucogénèse. Il était naturel d'étudier son action sur la lymphocytogénèse thymique. Mais les chiens qui recevaient des injections d'iode métallique rendu soluble par de l'iodure de potassium, les supportaient très mal et présentaient plutôt de la délymphoïdisation due à l'état d'affaiblissement (perte d'appétit, etc.), où ils se trouvaient. Je n'ai pas eu recours à des préparations pharmaceutiques, ceci sortant du cadre de ce travail.

La saignée, déjà appliquée à l'étude du thymus par Braunschweig,

ne m'a pas donné de meilleurs résultats et ceci, il me semble, par suite de la double action qu'elle possède : la saignée répété ne prive pas seulement l'organisme d'une partie de ses composés cellulaires, mais également d'une somme non négligeable d'éléments nutritifs directement assimilables.

Exp. XX. — Une chienne âgée à peu près d'une année est saignée à cinq reprises, avec un jour d'intervalle chaque fois, en lui prélevant soit à l'artère caudale, soit à la veine fémorale de 20 à 50 cc. de sang. La moelle osseuse montre de multiples stades de hémopoïèse, quelques globules nucléés avaient passé dans la circulation générale. Les sinus des ganglions lymphatiques de la racine des membres étaient gorgés de globules rouges parfaits, fait dont la signification m'échappe. Mais le thymus ne montrait aucun signe de « réviviscence » ; au contraire, la destruction lymphocytaire se poursuivait avec intensité : ce n'était pas un thymus en lymphopoïèse, mais un thymus d'inanitié. Il me semble que jusqu'ici le seul moyen que nous possédons pour exalter expérimentalement la fonction lymphocytopoïétique du réticulum thymique consiste dans la suralimentation. On verra plus bas que la suralimentation elle-même comporte des modes et des conditions.

Les résultats des greffes thymiques (tout autres, il faut le dire, que ceux que j'escomptais en entreprenant ces expériences) nous fourniront quelques points d'appui pour l'interprétation des phénomènes qui ont lieu dans le thymus normal. Mes greffons, en effet, régulièrement ne prenaient pas chez le chien, subissaient une atrophie et une dégénérescence. Ce sont les caractères de ce processus qui valent la peine d'être signalés.

Exp. XXI. — Les lambeaux de thymus d'un jeune chien étaient insérés immédiatement et avec les précautions d'asepsie, soit dans la cavité péritonéale à un endroit avivé, soit sous la peau de la cuisse en contact avec une plaie du derme, le muscle sous-jacent étant mis à vif. Des points de suture retenaient les greffons. Au bout de trois à cinq jours on constatait que le lambeau rabougri et en voie d'atrophie était entouré d'une prolifération conjonctive riche en vaisseaux. Les coupes totales pratiquées à travers de cette néoformation ont donné lieu aux observations suivantes :

L'organe est en voie de disparition, faisant le centre d'un kyste connectif vascularisé et rempli de polynucléaires. Ces derniers sont exclusivement des neutrophiles et des acidophiles. Les follicules du thymus même ont une structure dense et compacte ; dans les travées thymiques qui avaient contracté des relations de continuité parfaite avec

le tissu conjonctif étranger, les mêmes polycuncléaires remplissaient leur office de destruction envers le parenchyme thymique. Aucune image d'émigration de lymphocytes. Ces derniers ne sont pas pycnotiques, tout en étant évidemment, et tous sans exception, dégénérés. Leur noyau est contracté et en voie de fragmentation ; sur le bord érodé du follicule ces cadavres de lymphocytes sont entourés de polynucléaires (et non pas par des macrophages — grands mononucléaires).

La recherche après les éléments épithéliaux est vaine à ce moment, on n'en voit pas de traces. Pour les retrouver, il faut s'adresser à un greffon thymique n'ayant pas séjourné dans l'organisme étranger plus de un à deux jours; ici l'on observera les cellules épithéliales — l'élément le plus sensible du thymus, comme on voit, — en voie de désagrégation. Son premier indice est un changement du noyau qui devient plus foncé, ensuite c'est le plasma qui s'épaissit pour ainsi dire, devenant beaucoup plus colorable. La cellule se rapetisse, devient une boule conservant encore quelques prolongements ; enfin, ces derniers disparaissent et la cellule elle-même se fragmente en un amas de grumeaux de colorabilité différente. Ces derniers ne tardent pas à disparaître à leur tour.

Quelle est la cause de la mort rapide du greffon ? C'est évidemment le non-établissement de la circulation, amenant promptement une asphyxie des éléments anatomiques. La première victime de cette asphyxie est l'épithélium thymique. J'attire l'attention sur la similitude des modifications qu'il subit dans ce cas avec ceux que l'on observe sur ces mêmes cellules dans le cas de suralimentation. Il est séduisant de considérer ce dernier cas comme produit par le même facteur — l'état d'asphyxie relative de l'épithélium thymique, résultat de la prolifération intense et de l'accumulation importante de lymphocytes, cellules au contraire relativement insensibles au manque d'oxygène, comme le prouvent les cultures *in vitro*. Je rappellerai également que le même aspect dit de « cellules foncées » se rencontre aussi durant un stade embryonnaire, où le thymus (et avant encore le corps épithélial III) est en train de devenir une ébauche massive à éléments cellulaires serrés.

Une autre considération découle de ces expériences de greffe — c'est celle qui a rapport au rôle actif des lymphocytes dans la délymphoïdisation thymique. On ne voit jamais, — ni presque immédiatement après l'opération, ni beaucoup plus tard, — des lymphocytes quittant le greffon; dans les travées et le tissu conjonctif environnant, on ne rencontre que des polynucléaires. Le courant lymphatique étant absent, la mobilité restreinte

des lymphocytes ne suffit donc pas à la délymphoïdisation. Remarquons encore qu'aucun des phénomènes considérés généralement comme signe de dégénérescence thymique, apparition de gouttelettes de graisse dans les cellules, etc., n'a pas lieu dans les conditions expérimentales de la greffe thymique atrophique.

Chap. VI. — Le cycle vital du thymus.

§ 21. — Les deux formes de la régression thymique. La substitution graisseuse

Prenons au hasard un lot de chiens adultes ; étudions sur place et sur coupe leur thymus. Un certain nombre nous montrera dans le médiastin antérieur une agglomération graisseuse assez compacte, d'autres — un système de membranes lâches entourées de tissu cellulaire aérifère. Dans l'un et dans l'autre cas, une préparation étalée nous montrera des formations lymphoïdes disséminées, dans lesquelles les coupes nous permettront de reconnaître des ganglions lymphatiques et les lobules thymiques. Laissant de côté les ganglions très reconnaissables par la présence de sinus centraux et périphériques, voyons la structure des résidus thymiques (fig. XIII et XIV).

On distingue nettement *deux types* de thymus en régression et ceci presque sans transition. L'un, c'est un thymus à follicules largement disséminés, ne tenant plus ensemble par aucune partie du parenchyme, mais unis encore par les vaisseaux et lymphatiques. Il n'y a plus de travées, mais une sorte de substance fondamentale, composée d'éléments conjonctifs, dans laquelle les îlots thymiques sont séparés par des distances assez grandes et irrégulières. Les follicules même du thymus sont pleins de lymphocytes. Il n'existe pas, pour ainsi dire, de moelle distincte. Les cellules épithéliales sont rares et au lieu des corps d'Hassal on voit de place en place des cavités, soit vides, soit avec quelques grumeaux ou, plus rarement, tapissées de bordure en brosse. N'étaient ces formations et l'allure générale de la coupe de l'organe, on hésiterait à faire la distinction entre ce type de résidu thymique et les nodules lymphatiques du voisinage.

L'autre type de thymus régressif est plus lié, plus serré, les restes de l'organe sont moins disséminés. On dirait que le tissu conjonctif à grosses fibres qui pénètre à l'intérieur des lobules les a préservés de la dislocation

par les éléments interlobulaires. La vascularisation semble plus forte, les vaisseaux étant de plus grand calibre ou restant plus facilement béants sous l'action des fixateurs. L'aspect intérieur des follicules est tout autre



FIG. XIII. Thymus de Chien âgé, lymphoïdique et entouré de graisse. Obj. A, Oc. 2.

que dans le premier type : les lymphocytes sont rares, on n'en trouve qu'à la périphérie, le centre n'en possédant qu'un nombre minime ; l'épithélium est également en quantité minime, recouvert, traversé et entouré par les formations connectives banales. Il n'est d'ailleurs pas fonctionnel, on n'y voit pas d'images d'englobement, ni d'images de sécrétion, les mito-

chondries sont absents ou représentés par quelques points rares. Il n'y a pas de phagocytose connective, de granulocytes de la série autochtone (à inclusions naphtolophiles, mastzellen). En revanche, on trouve des polynucléaires.

Voilà donc deux types de thymus « dégénérés » ; existe-t-il une relation



FIG. XIV. Thymus de Chien âgé, délymphoïdisé, sclérosé et entouré de tissu cellulaire lâche. Obj. A, Oc. 2.

entre leur aspect et le port général du chien auquel ils ont appartenu ? La relation est certaine et la prévision est possible ici. Si l'on a affaire à un vieux, « chien de luxe », suralimenté à souhait et d'une manière continue, durant probablement toute sa vie, si les dépôts graisseux intacts (malgré quelques jours de jeûne relatif à la fourrière) certifient d'une nutrition surabondante, — on peut être certain d'être en présence d'un porteur de thymus, évidemment dégénéré vu l'âge du sujet, — mais du premier type et à aspect *lymphoïdique*. Si au contraire on voit un exemplaire

adulte à côtes et bassin saillants, sans couche graisseuse sous-dermique, un animal dont la carrière vitale n'était très probablement qu'une suite de périodes de jeûne plus ou moins rapprochés, on aura devant soi un thymus à dégénérescence du second type, nettement *délymphoïdisé.*

L'explication de l'existence de ces deux types de thymus en régression est simple : l'animal, continuellement suralimenté, n'a eu que rarement l'occasion d'exercer la faculté délymphoïdisatrice de son épithélium thymique ; celui-ci est resté virtuellement inactif et n'a diminué que par suite de la transformation en « cellules sombres » et de la destruction ultérieure par les éosinophiles. Les lymphocytes n'ont pas quitté l'organe qui a conservé l'aspect lymphoïdique.

L'animal à thymus délymphoïdisé a vécu d'une manière plus « normale » : l'activité en éveil de son épithélium thymique l'a privé peu à peu de cet élément par suite d'usure fonctionnelle et la population lymphocytaire de l'organe a été détruite par son action cytolytique soutenue. On conçoit donc maintenant pourquoi les expériences d'inanition sur les chiens adultes ne peuvent donner que des données contradictoires, non superposables à ceux obtenus avec les jeunes chiens (§ 17). C'est simplement parce que chez eux on opère chaque fois avec un *autre* thymus, plus ou moins en état de répondre à l'influence de l'inanition par la réaction caractéristique.

Il me reste à dire quelques mots à propos de la substitution graisseuse à laquelle nous aurons l'occasion de revenir en parlant d'autres espèces et qui a été étudiée récemment par Holmström et par Hart. D'après mes préparations à l'osmium ou au Sudan III, on ne voit que rarement des gouttelettes graisseuses dans l'épithélium thymique et quand on les voit — c'est dans les cellules en destruction des corps d'Hassal. Je considère l'apparition de ces gouttelettes comme l'expression de la mise en liberté des composés lipoïdiques de la cellule détruite par protéolyse, ainsi que je l'ai vu dans les expériences de digestion *in vivo* et comme l'a constaté Noll en faisant digérer de différents tissus par la pepsine.

Un autre caractère possède l'apparition de gouttelettes dans le réticulum conjonctif et surtout dans les travées thymiques, phénomène qui s'observe aisément chez le chat. Nous avons ici affaire au stade initial d'un processus d'envahissement de l'organe par du tissu graisseux, résultat d'une transformation de son propre connectif. Le rôle de celui-ci ne se borne pas à la dissociation des îlots thymiques, mais certains de ses éléments non différenciés se remplissent de graisse et finissent par

obtenir l'aspect caractéristique du tissu graisseux péri-et intrathymique. Quand cette graisse empiète sur les vestiges thymiques, ce n'est que par suite de la modification graisseuse du tissu connectif de ceux-ci. Il est vrai que des îlots entiers peuvent disparaître, la graisse se substituant entièrement à eux : l'épithélium restant est dans ce cas détruit par l'action des acidophiles que l'on voit continuer leur office de destruction sur les « cellules foncées » déjà entourées d'éléments graisseux. Il est inutile d'insister sur le fait que ce processus ne s'observe que dans le thymus régressif à faciès lymphoïdique, les lymphocytes disparaissant alors par émigration passive sans pycnose. La substitution graisseuse n'a pas lieu dans les thymus délymphoïdisés, à moins qu'il s'agisse d'un cas de réalimentation abondante d'un animal habituellement jeûneur. Dans les organes du type délymphoïdisé, la graisse est remplacée par le tissu cellulaire aérifère, qui, évidemment, sur coupe non osmiée et après inclusion peut être confondu avec du tissu graisseux. Au lieu que ce soit la graisse qui se substitue aux résidus thymique délymphoïdisés — au bout de leur cycle vital — c'est du tissu connectif banal qui joue le même rôle. On pourrait donc parler à côté de la substitution *graisseuse* — de la substitution *scléreuse*, chacune ne s'observant que dans les conditions histologiques et biologiques déterminées.

§ 22. — « Involution thymique » et activité physiologique.

Nous pouvons maintenant jeter un coup d'œil d'ensemble sur les manifestations optiquement appréciables de l'activité thymique ; ceci nous amènera à déterminer la signification véritable du terme d' « involution thymique » dont on a, semble-t-il, quelque peu abusé.

« Involution » veut dire le contraire d'évolution ; c'est une évolution régressive. Dans ce sens on a pu parler d' « involution » du système branchial chez les têtards, d'« involution » d'un membre chez les ophidiens. Est-on justifié d'appliquer ce terme à la série de modifications que subit le thymus ? Oui, s'il s'agit de la disparition graduelle d'un organe rendu physiologiquement inutile. Non, si les modifications subies tout en changeant sa structure le laissent subsister en qualité d'organe, dont le volume restreint n'est pas nécessairement l'indice de la nullité physiologique. Deux fois non, si ces modifications de structure constituent l'expression même de son activité physiologique.

« L'assimilation fonctionnelle » est peut-être une intéressante vue d'es-

prit, mais elle n'implique nullement la non possibilité d'une usure vitale constituant le processus même du fonctionnement d'un organe. A quel esprit viendrait l'idée de qualifier d'involution le processus de la lactation, pourtant consistant en une destruction totale d'une grande partie d'éléments constitutifs de la glande, comme on n'appellerait pas « involution » l'activité physiologique de l'ovaire des amniotes, qui est pourtant une destruction, un appauvrissement de l'organe, puisque la formation de vésicules de Graaf cesse au commencement de la vie extra-utérine. Qui voudrait se servir du même terme pour caractériser l'ossification, processus pourtant éminemment destructif en ce qui concerne les éléments vivants du tissu ; voudrait-on considérer une rate comme involuée parce qu'elle contient de nombreux déchets cellulaires, résidus d'éléments entrant pourtant normalement en sa composition ?

On a distingué « l'involution physiologique » — cycle vital et « l'involution accidentelle » — résultat d'inanition, etc. Si le premier terme ne répond pas beaucoup à la signification du processus auquel il est appliqué, le second est pour moi absolument inacceptable, n'étant qu'une source de malentendus. Il implique en premier lieu une opposition biologique entre les deux séries de modifications. Or, rien n'est moins prouvé ; nous possédons déjà des données sur le mode d'évolution de la cellule épithéliale du thymus qui nous permettent de considérer certaines modifications entrant dans le cycle vital comme simple conséquence des variations d'ordre fonctionnel, de celles qui se rencontrent dans les cas soi-disant « accidentels ». En second lieu, il est d'un anthropomorphisme quelque peu étroit que de considérer l'inanition, par exemple, comme état accidentel. Sans parler d'une certaine partie de l'humanité, tous les animaux hibernants, la plupart d'animaux en liberté subissent des jeûnes plus ou moins répétés, plus ou moins réguliers même.

D'autre côté, la non-identité de l' « involution physiologique » avec l' « involution accidentelle » découle déjà du seul fait que la première peut emprunter à côté de l'image délymphoïdisée, caractéristique de la dernière, — aussi bien l'image lymphoïdisée, l'image du thymus « normal ». La différence consisterait alors surtout dans la dispersion des follicules, fait nullement caractéristique, puisque ces derniers peuvent être physiologiquement dispersés chez les vertébrés inférieurs, par exemple. Mais cette dispersion a pour résultat l'impossibilité de considérer le volume total de l'organe, pris anatomiquement, comme une expression adéquate de son état.

On voit donc que c'est le souci de clarté qui me force d'abandonner le terme d' « involution » pour le remplacer dans le cas de l'animal âgé, par l'expression générale de « régression thymique » — dans le cas physiologique (inanition) par celle de « délymphoïdisation du thymus ».

Je ne saurais céler que pour moi ce qu'on a appelé l'état d'involution du thymus constitue précisément son état d'activité fonctionnelle spécifique. La délymphoïdisation, loin d'être un phénomène morbide ou pathologique, est un phénomène pour le moins aussi « physiologique » que la lymphoïdisation. Dans l'un, ce sont surtout les lymphocytes qui sont détruits, mais dans l'autre l'épithélium subit une dégradation spéciale. A moins d'introduire une hiérarchie cytologique, il n'y a pas lieu de qualifier le thymus lymphoïdisé de «normal», l'autre d' « involué ». Ce ne sont que deux modes fonctionnels de l'activité physiologique d'un organe : Sphynx à tête de Janus, le problème thymique possède deux faces.

B. RONGEURS

Chap. I. — Morphologie et histogénèse du thymus

§ 23. — Anatomie

Autant les dispositions anatomiques du thymus différaient peu chez les carnassiers étudiés, autant elles sont variables chez les Rongeurs. L'organe n'est plus unique, bien qu'en étant toujours composé de deux parties, hormis le thymus thoracique, nous trouvons chez le Rat et la Gerboise deux thymus cervicaux isolés ; chez le Cobaye le thymus tout entier est cervical ; chez la Souris l'organe, bien que thoracique, n'est plus lobulé, mais composé de deux parties compactes et simples. Seul le Lapin présente des dispositions pareilles à celles que nous avons vues chez les Carnassiers, mais ici on constate l'absence presque totale des cornes thymiques.

Les rats que j'ai étudiés en grand nombre et que je prendrai pour l' « espèce-type » des Rongeurs, appartenaient à la variété blanche. Il n'existe, en ce qui concerne le thymus, aucune différence entre cette variété et la variété grise, sauvage, que j'ai eu également l'occasion d'étudier en quelques exemplaires.

En ouvrant la cavité thoracique, comme cela a été décrit pour le chien, nous trouvons chez le jeune rat un thymus volumineux, à bords

minces et dentelés. Si l'on injecte un liquide fixateur en piquant l'aiguille franchement au milieu dans la profondeur du thymus, on constate qu'il se forme sous l'organe une sorte de poche gonflée qui le soulève et distend. Cette poche n'est autre chose que la loge médiastinale postérieure et l'on voit ainsi que le thymus des rats est fortement adhérent à la cloison transversale du médiastin, tandis qu'il n'est que faiblement attaché en avant, au sternum. Les relations avec le péricarde sont également des plus faibles et le bord inférieur du thymus est le plus souvent libre. Le gonflement de la poche fait apparaître la division de l'organe en deux lobes indépendants assez plats, et présentant dans cet état l'aspect de feuilles largement palmées dont le pétiole constituerait les cornes craniales rudimentaires. Tel est l'aspect du thymus thoracique entièrement compris dans la cavité du même nom.



FIG. XV. Thymus cervical d'un Rat de 2 mois ; plus bas glandes salivaires et ganglions lymphatiques. Obj. A, Oc. 2.

Mais j'ai très souvent trouvé chez les jeunes animaux encore deux thymus cervicaux disposés latéralement dans le cou, chacun près de la

glande parotide correspondante et immédiatement sur la veine jugulaire. Sur coupes en série, toute confusion avec des ganglions lymphatiques est impossible (fig. XV) et l'éloignement assez considérable de la thyroïde certifie qu'il ne s'agit par d'un lobule lymphoïdisé de cette dernière, comme semble le croire ERDHEIM. De même la jeune Gerboise possède deux grains thymiques cervicaux présentant la structure caractéristique et quelques corps d'Hassal.

Le thymus persiste très longtemps chez le rat, ce qui a été noté déjà par HAUGSTEDT, qui dit : « Quod vero valde miratus sum in adultis rattis vix thymi vestigia... reperire potui. » Chez les animaux âgés, la transformation de l'organe consiste surtout en une dispersion de lobules dans de la graisse environnante, mais jamais, même chez les animaux mourant de vieillesse, je n'ai pu constater l'absence complète de parenchyme thymique. Ceci concerne le thymus thoracique, car le thymus cervical est loin d'être constant chez les animaux âgés.

§ 24. — VAISSEAUX, LYMPHATIQUES, NERFS

La capsule thymique, la division interne du thymus du Rat ne présente aucune particularité en comparaison avec le thymus du Chien. De même pour celui du Lapin, du Cobaye et de la Gerboise. Mais, comme déjà dit, chez la Souris l'organe conserve un caractère embryonnaire en ce sens qu'aucun tractus conjonctif ne le divise en lobes séparés. Les deux parties de l'organe restent massives bien qu'on puisse y déceler de nombreux éléments connectifs et vasculaires disséminés.



FIG. XVI. Thymus (thoracique) de rat, injection vasculaire. Obj. C, Oc. 2.

Les vaisseaux du thymus du rat qui suivent en général le plan déjà décrit, peuvent être caractérisés par l'abondance des « pinceaux » et la faculté consécutive que possède l'organe de se congestionner. Il est intéressant de noter que plus l'organe est volumineux et lymphoïdique, plus il est blanc, tandis que l'organe délymphoïdisé est plutôt rosé et même rougeâtre. L'étude microcopique montre que cet aspect ne dépend qu'en partie du fait que la masse des lymphocytes masque la vascularisation : cette dernière est régulièrement plus

riche dans le thymus délymphoïdisé et c'est surtout les « pinceaux » qui prennent un développement remarquable. La question, si dans ce cas les ramifications des faisceaux sont préexistantes et ne font que de s'élargir et s'emplir d'hématies, ou si c'est une néoformation vasculaire qui a lieu, cette question est difficile à résoudre sur coupe, car il est malaisé de distinguer un capillaire vide d'une fine travée conjonctive. Les injections comparées au bleu de Prusse me font pourtant pencher à admettre la seconde probabilité, car la plus forte injection dans un thymus lymphoïdique ne donne jamais de pinceaux aussi fournis, qu'arrive à déceler une injection même modérée d'un thymus délymphoïdisé. On remarque également le développement d'un vaisseau circulaire au milieu du parenchyme du follicule (fig. XVI).



FIG. XVII. Innervation du thymus de rat. Bleu de Méthylène. Obj. C, Oc. 2.

Les voies lymphatiques du thymus du Lapin et du Rat présentent le même caractère que ceux du thymus du chien. Un trait saillant est la pauvreté en ganglions périthymiques si développés chez le chien. Les manchons lymphatiques sont particulièrement bien visibles sur coupe ordinaire, mais l'injection du liquide de RENAUT ne met pas grand'chose en évidence dans l'épaisseur du lobule thymique, ainsi que l'a déjà vu RENAUT lui-même. Mais en fusant dans l'épaisseur de la capsule, le liquide décèle l'existence des espaces lymphatiques assez développés. Aussi, de même que chez le chien, il n'est pas difficile de remplir avec une masse solidifiable un lobule thymique en entier. Je veux noter ici que chez un rat mort de la Septicémie spontanée des Rongeurs, j'ai trouvé en abondance le bacille spécifique dans les sinus lymphatiques de la capsule.

Les nerfs thymiques du rat offrent un riche plexus superficiel (fig. XVII). En ce qui concerne les nerfs de l'intérieur, je n'ai pas été en mesure d'arriver avec la méthode de Golgi à des résultats probants. En revanche, en injectant l'animal entier avec une solution assez forte de Bleu de Méthylène et en enlevant le thymus une demi-heure après, j'ai pu voir des formations indubitablement nerveuses de l'intérieur. Les images obtenues, terminaisons en bouton, concordent assez bien avec ce que nous avait

déjà montré la réaction noire. Les procédés à l'argent réduit de Ramon y Cajal ne colorent pas les nerfs du thymus chez le rat, mais mettent bien en vue les éléments connectifs et parfois même les jeunes cellules en connexion avec celles-ci.

§ 25. — La structure et les relations des éléments constitutifs

Les particularités histologiques des éléments thymiques chez notre espèce type, le Rat, peuvent être résumées en deux mots : petitesse et densité de structure. Encore plus que chez le chien, on doit donc avoir recours ici aux méthodes d'isolation. On distingue alors sans trop de difficulté tous les éléments décrits dans le thymus du chien. A cause de la petitesse des éléments, il faut une certaine attention pour ne pas confondre les éléments épithéliaux avec ceux qui composent le réticulum connectif. Ce dernier peut être bien mis en évidence chez le rat par la digestion pancréatique. On voit alors que souvent la prétendue bordure épithéliale n'est composée que de cellules connectives disposées en rangées.

Pappenheimer dit ne pas avoir réussi à mettre en évidence le réticulum conjonctif chez le rat par la méthode de Bielchowski-Marech. Entre mes mains, cette méthode a été également plus capricieuse que celle au chromate d'argent ; pourtant je peux invoquer le témoignage de Schaffer qui, par cette méthode (de Bielchowsky) a pu imprégner tous les éléments connectifs abondants du thymus.

Aussi bien voit-on dans les dissociations de thymus de Rat, de Cobaye et de Lapin, les cellules à noyau lymphoïde et à prolongement que j'ai décrits comme premier stade de la naissance autochtone des lymphocytes ; il est plus difficile de les voir sur coupe chez le rat à cause de la densité structurelle de son thymus.

La cellule du syncytium épithélial conserve chez les Rongeurs la même structure que chez les Carnassiers. Nous pouvons y voir le réticulum intracellulaire, un diplosome, le chondriome granulaire et irrégulier au repos, et suivre les modifications de structure fine qui se déroulent dans le même ordre : englobement d'un lymphocyte, formation de vacuoles, apparition de chondriomites et des chondriocontes d'abord en bâtonnets, puis flexueux, en spirille, en spermatozoïdes ; formation de grains qui présentent les mêmes caractères histochimiques que ceux du chien ; transformation de la cellule pleine en cellule claire, disparition des grains, enfin dé-

chéance du noyau et destruction de la cellule vide, le plus souvent par ses cellules sœurs, ce qui donne lieu à la formation d'un corps d'Hassal. On voit avec une netteté particulière que l'englobement de cette sorte constitue pour les cellules du corps d'Hassal le facteur qui provoque les modifications des structures fines aboutissant à la sécrétion. de même que l'englobement d'un lymphocyte. On y voit alors l'apparition de grains, et leur destruction est également le résultat d'une sécrétion holocrine.

Hormis ces images de la cellule épithéliale, nous rencontrons également la forme foncée et la forme de quasi-myoïde.

En ce qui concerne les lymphocytes du thymus, et pour tirer au clair la question de l'identité de ces cellules avec les cellules analogues d'autres organes lymphoïdes, j'ai effectué chez le rat une longue série de comparaison qui ont porté sur les frottis du thymus, d'un côté, et les frottis des ganglions mésentériques de l'autre. Les préparations étaient fixées, couple par couple, dans un des fixateurs suivants : Alcool absolu, Acétone, Carnoy, Sublimé saturé, Telliesnitzky, Flemming. Ensuite, chaque couple a été coloré durant le même laps de temps par un des colorants ou mélanges suivants :

BASIQUES :

Thiazines :

1. Thionine.
2. Bleu de Toluidine.
3. Bleu de Méthylène.
4. Bleu d'Unna.
5. Azur (Giemsa).
6. Violet de Méthyle.
7. Vert de Méthyle.

Pyronines :

8. Rouge d'Acridine.

Oxazines :

9. Brillant crésylblau.

Phenazines :

10. Rouge Neutre.

Azines :

11. Safranine.

Azocolorants :

12. Vert de Janus.

Dérivés de Rosaniline :

13. Magenta.
14. Coralline.

ACIDES :

Azocolorants :

15. Orange G.
16. Jaune d'Aniline.
17. Blanschwartz.
18. Säurebraun.
19. Helianthine.
20. Brun de Thiazine.
21. Rouge de Thiazine.

Monazo-colorants :

22. Chrysoidine.
23. Curcuméine.
24. Echtrot.

Disazo-colorants :

25. Rozazurin G.
26. Brillant schwartz.
27. Chrysamine (alcaline).

Tetrazo-colorants :

28. Croceinscharlach.

Phtaléines :

29. Eosine aqu. et alc.
30. Erythrosine.
31. Uranine.

Indulines :

32. Nigrosine aqu.
33. Bleu d'Acétine.

Nitrocolorants :

34. Ac. picrique.
35. Jaune Naphtol.

Dérivés de Rosaniline :

36. Bleu d'Aniline.
37. Fuchsine acide.
38. Alcali grün.

COLORANTS ORGANIQUES :

39. Hématoxyline (Ehrlich).
40. Carmin (boraté).
41. Carmin d'indigo.
42. Orceine (neutre et acide).
43. Kernschwartz.

MÉLANGES :

44. Fuchsine-Résorcine.
45. Triacide.
46. Van-Gieson.
47. Calleja.
48. Mallory.
49. T-E-N.
50. BrH

J'ai obtenu ainsi un très grand nombre de préparations, dont la moitié provenait du thymus et l'autre d'un ganglion lymphatique, et dont chaque couple avait subi rigoureusement le même traitement.

Il serait à désespérer de tous nos procédés d'analyse optique et tinctorielle, si dans le cas de non identité des éléments thymiques et lymphatiques, je n'avais pas eu à constater une différence de colorabilité ou de structure. Tel était pourtant le résultat et ceci d'une manière absolue : les deux lames du couple prêtaient à confusion dans tous les cas ; les lymphocytes du thymus et ceux des ganglions présentaient après chaque traitement les mêmes dimensions moyennes, le même aspect du noyau, les mêmes affinités tinctoriales, jusque dans les infimes détails.

Il nous reste à prouver également l'identité histogénétique des lymphocytes des Rongeurs.

§ 26. — Développement

La morphogénie du thymus chez le rat présente, d'après les embryons étudiés, de grandes analogies avec ce que nous avons observé chez le chien. Elle a été déjà étudiée par Erdheim, Zuckerkandl et Maximoff. Je me bornerai à noter que la partie cervicale du thymus provient de la partie primaire (tête) du thymus qui au lieu de perdre son individualité dans la descente générale de l'organe, persiste en s'isolant à la place primitive et constitue le grain thymique cervical. Ce processus se voit bien sur l'embryon de 8 mm. De même que chez le Chien, l'ébauche thymique de la troisième poche endodermique provient non pas d'une partie ventrale définie, mais de la totalité de l'endoderme (embryon de 4 mm.) et n'acquiert sa position ventrale relativement au pharynx que chez les embryons plus âgés. Mais je n'ai pas pu voir l'image de la destruction de la vésicule ectodermique, ne possédant pas une série complète d'embryons de rats ; pourtant le contour simple du thymus ne laisse soupçonner aucune origine double ou participation postérieure d'un élément étranger. L'embryon de rat le plus intéressant, au point de vue de l'histogénèse, est celui de 15 mm : l'ébauche thymique est encore épithéliale, mais au lieu de posséder un contour tranché, on la voit s'estomper graduellement au bord ; une observation à l'immersion montre qu'il s'agit d'une vraie fusion avec les éléments de mésoderme environnant ; ces derniers au lieu d'entourer l'ébauche d'un cercle de cellules fusiformes, pénètrent de tous les côtés dans sa partie périphé-

rique. On peut déjà constater qu'une partie de ces cellules mésenchymateuses subit une évolution dans le sens de la formation d'un tissu réticulaire ; les longs prolongements filiformes se croisent en s'insinuant entre les cellules épithéliales dont la structure est relâchée. Je ne crois pas que la transformation de l'ébauche épithéliale massive en un tissu syncytial soit due à l'action mécanique ou autre des cellules mésenchymateuses qui pénètrent en son intérieur. Cette transformation s'accuse indépendamment et nous connaissons d'autres exemples d'évolution syncytiale d'un épithélium (émail dentaire, dents tégumentaires des sélaciens — KOPPEN) sans qu'intervienne une action étrangère. J'ai également vu chez les rats des images d'immigration de lymphocytes, mais d'après ce qui est dit, je la considère comme facteur secondaire (bien que réellement existant) de la lymphoïdisation thymique : les premiers lymphocytes qui prendront la part la plus active par leur multiplication à la transformation de l'ébauche sont le produit de différenciation sur place du tissu connectif intrathymique.

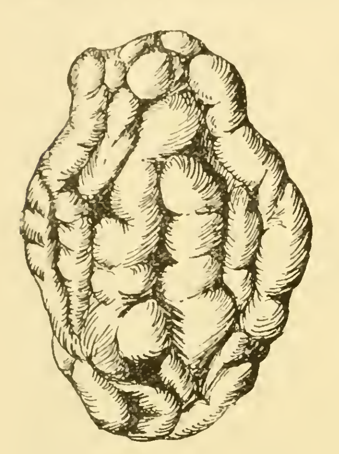


FIG. XVIII. Reconstruction du thymus gauche d'un embr. de Cobaye de 22 mm. × 50.

Ce processus se voit non moins bien chez un embryon de Cobaye de 17 mm. ; il n'y a qu'un nombre minime de cellules lymphocytoïdes dans les environs du thymus, bien qu'il existe à côté un nodule qui donnera lieu à la formation d'un ganglion lymphatique cervical ; pourtant, nous trouvons dans le thymus des lymphocytes parfaits, qui dans la pièce rechromée présentent des granulations spécifiques nettes. On voit que leur naissance est due à des mitoses et amitoses de l'élément connectif, qui a déjà surajouté une seconde trame périphérique au syncytium épithélial. Notons que celui-ci ne possède pas encore le chondriome caractéristique, mais seulement quelques grains mitochondriaux assez rares. Le chondriome des cellules connectives est plus développé, on y rencontre déjà des bâtonnets, mais il est à remarquer que tandis que l'appareil mitochondrial épithélial se développera largement, celui de la cellule connective thymique restera à ce stade simple durant tout le cycle vital de l'organe.

Une reconstruction du thymus chez le Cobaye au stade de 22 mm.

(fig. XVIII) nous permet de constater que sa forme extérieure, malgré la disposition cervicale, présente beaucoup d'analogie avec le stade correspondant du thymus du chien, pourtant thoracique. Ce sont les mêmes cordons pleins, bosselés, fusionnés en une masse légèrement allongée.[1]

L'évolution ultérieure de l'organe chez les Rongeurs étudiés ne présente aucune particularité remarquable ; les corps d'Hassal n'apparaissent que peu avant la naissance ; les images d'englobement ne se rencontrent également que chez le fœtus presque parfait. En général, on peut dire que les images d'activité fonctionnelle de l'épithélium thymique n'apparaissent nombreux que dans la vie extra-utérine ; au contraire, la lymphoïdisation du thymus se poursuit très activement chez l'embryon et constitue ici le seul mode fonctionnel du thymus.

Chap. II. — **Histophysiologie**

§ 27. — Variation de la structure thymique durant le jeune ou la suralimentation.

Nous connaissons la structure de la cellule épithéliale du thymus et nous avons vu chez le Chien les variations que cette structure subit sous l'influence du jeûne ou de la suralimentation. Les expériences sur le Rat nous permettront de faire l'étude plus détaillée des manifestations de l'activité épithéliale.

Exp. XIX. — Commençons par inanitier huit rats d'un mois d'âge en les privant complètement de nourriture et de boisson ; un rat sera autopsié 6 heures après le commencement du jeûne, un autre après 12 heures, un troisième après 24 heures, un quatrième après 48 heures, un cinquième après 3 jours, enfin un sixième après 4 jours de jeûne.

Un septième rat sera inanitié durant 48 heures, puis recevra de la nourriture à volonté et sera autopsié ensuite. Un huitième rat servira de contrôle.

En comparant le thymus pleinement lymphoïdique de ce dernier avec les thymus des autres rats, on fait les constatations suivantes. Le rat, après 6 heures de jeûne, présente un thymus qui ne se différencie aucunement de celui du rat de contrôle. Le rat de 12 heures possède déjà un thymus présentant des signes indubitables de délymphoïdisation ;

1. Je n'ai pas vu chez le rat la forme en « étoile » qui a été décrite chez le chien, mais elle existe chez le Cobaye.

des lymphocytes en pycnose se trouvent en assez grand nombre au centre des follicules ; quelques lymphocytes pycnotiques se voient plus près de la périphérie et à côté d'eux des cellules conjonctives à inclusion basophiles et naphtolophiles. Quelques mastzellen se trouvent dans les travées et le tissu conjonctif périlobulaire ; dans les cellules épithéliales, on voit les images décrites comme images de sécrétion : les structures vésiculaires divisées par des lamelles contiennent des grains sidérophiles ; des images d'englobement de lymphocytes sont fréquentes, mais l'on constate que des cellules épithéliales voisines de celles qui contiennent un lymphocyte englobé, entrent en sécrétion même sans avoir englobé à leur tour. En colorant les mitochondries, on les voit sous leurs formes complexes, grains en série, filaments ondulés, etc. Quelques « cellules claires » sont visibles et l'on voit des cellules épithéliales « vides » autour desquelles commence la formation des stades initiaux des corps d'Hassal.

Le rat de 24 heures se distingue de celui de 12 heures par l'intensité accrue du processus ; le nombre de lymphocytes pycnotiques, des phagocytes connectifs et de leurs stades à grains est sensiblement augmenté. Les images de sécrétion sont encore plus nombreuses et les cellules des corps d'Hassal offrent parfois des images de sécrétion.

Chez le rat de 3 jours l'aspect général du thymus est changé. Le centre est plus foncé, la périphérie plus claire, le contraire de ce qui a lieu habituellement. Cela tient à ce que les lymphocytes pycnotiques et foncés sont assez nombreux dans le centre tandis que la périphérie est privée d'une grande partie de ses lymphocytes. Les images de destruction de ces derniers sautent aux yeux : la phagocytose connective est très active et les mastzellen se trouvent en grand nombre ; les cellules épithéliales continuent à évoluer dans le même sens que chez le rat précédent : englobement, sécrétion, destruction.

Le rat de 4 jours a un thymus à aspect délymphoïdisé caractéristique ; la différence entre la moelle et l'écorce est presque complètement disparue ; des régions entières de cette dernière sont devenues transparentes en coupe, par suite de la disparition de lymphocytes. Il y a longtemps que les mitoses de ceux-ci sont disparues sans trace, mais on ne voit pas non plus durant l'inanition des mitoses épithéliales : l'activité de l'épithélium est en train de baisser ; c'est chez le rat de 3 jours de jeûne que le maximum a été atteint.

Le jeune rat inanitié pendant 4 jours est déjà bien bas : l'image de son thymus est, comme chez le précédent, renversée, c'est-à-dire que le centre

est plus foncé que la périphérie; néanmoins, il y a des lymphocytes à proximité des follicules, — non pas autour d'eux, mais près de l'axe thymique, là où les vaisseaux et lymphatiques pénètrent dans les lobules ; ce ne sont donc pas des lymphocytes qui émigrent du thymus, mais des éléments qui y sont apportés par le courant lymphatique pour être détruits dans le centre des follicules et ensuite phagocytés et éliminés par les éléments connectifs de la périphérie. S'il y a donc encore des lymphocytes dans le centre des follicules du thymus à image renversée, c'est qu'ils y sont apportés du dehors et s'il n'y en a presque plus à la périphérie, c'est parce que ses lymphocytes propres ont été déjà tous détruits et éliminés. Les quelques lymphocytes pycnotiques que l'on y trouve viennent du centre et ne tarderont pas à subir le même sort. L'image renversée du thymus est un signe de la fin du processus de la délymphoïdisation propre du thymus; ensuite, l'organe ne fonctionnera que pour détruire les éléments venus du dehors. Remarquons que chez le rat de 4 jours, le nombre des corps d'Hassal n'est pas plus grand que chez celui des 3 jours; au contraire, ils subissent ici une transformation en cystes et une destruction par des éosinophiles, ce qui explique pourquoi certains auteurs ont pu parler d'une diminution du nombre des corps d'Hassal pendant l'inanition.

On voit donc que les cycles de délymphoïdisation chez le jeune rat n'exigent qu'un temps relativement court pour s'accomplir. Au bout d'une demi-journée de jeûne, la délymphoïdisation est déjà amorcée ; dans les deuxième et troisième journées, elle bat son plein, et dans la quatrième elle s'achève, l'animal étant à ce moment presque irrémédiablement perdu. Ceci a lieu durant l'inanition absolue et l'on conçoit que l'inanition lente et progressive ne fait que retarder le processus.

Le rat ayant jeûné 2 jours et « renourri » ensuite, nous montre que la relymphoïdisation thymique se fait avec quelque lenteur ; autopsié après avoir été réalimenté pendant 48 heures, il possède un thymus dont l'écorce continue à être claire tandis que le centre est chargé de lymphocytes. Quelques rares mitoses apparaissent parmi les éléments connectifs de la périphérie et parmi les lymphocytes du centre. Les images de sécrétion sont absentes, mais on voit des corps d'Hassal qui, comme après l'inanition prolongée, sont détruits par des éosinophiles. D'autres expériences avec des rats réalimentés m'ont montré qu'après deux jours de jeûne il faut au minimum une semaine de bonne nourriture pour rétablir l'aspect lymphoïdique parfait du thymus.

Exp. XX. — La contre-partie de ces observations est donnée par l'expérience suivante : quatre rats de 6 mois d'âge sont séparés par couples — l'un reçoit à volonté la nourriture habituelle (salade, carottes, pain), l'autre couple est nourri avec de la viande de veau également à volonté. A l'autopsie, après deux semaines, on constate que le thymus des carnivores est extrêmement lymphoïdique, bondé de lymphocytes qui présentent de nombreuses mitoses. Les mitoses des cellules épithéliales sont au contraire très rares. Pas de trace de corps d'Hassal ; des plasmazellen, des granulocytes éosinophiles ; les cellules épithéliales présentent l'aspect du repos du chondriome et de la structure protoplasmatique. Quelques images d'englobement, très peu nombreuses, avec une vacuole présentant un bord en brosse ciliée. Pas du tout d'images de sécrétion ; au contraire, plusieurs cellules épithéliales montrent l'aspect caractéristique de la « cellule foncée » sans chondriome ; on voit également des cellules à mucus et, chez un rat, une grande cavité intrathymique tapissée de cellules épithéliales à brosse et à mucus. Les rats à la nourriture habituelle présentent également un gros thymus lymphoïdique, mais on y voit quelques images de sécrétion, quelques petits corps d'Hassal, par place de l'infiltration graisseuse.

Il semble donc que la nourriture carnée favorise d'une manière spéciale la lymphoïdisation du thymus chez les rats ; elle n'est à ce point de vue qu'une forme accentuée de la suralimentation générale ; d'autre côté, nous savons que l'inanition a pour conséquence une délymphoïdisation du thymus. Mais est-ce l'inanition générale, est-ce le manque d'une substance spéciale qui est la cause réelle de ce processus ? C'est ce que j'ai cherché à élucider par les expériences exposées dans le paragraphe suivant.

§ 28. — Variations sous l'influence d'un régime alimentaire spécial

Les rats étant essentiellement omnivores se prêtent très bien aux expériences d'alimentation différentielle : ils peuvent se nourrir des semaines durant exclusivement d'amidon ou de saindoux, ce que les chiens ne supportent qu'exceptionnellement. La question se pose de manière suivante : protéine, graisse et hydrocarbone — tels sont les trois éléments nécessaires et suffisants pour une alimentation complète. Les deux derniers peuvent être, comme on sait, remplacés l'un par l'autre ; une quantité

suffisante de protéines remplace également les composés ternaires ; seul, l'élément azoté protéique est irremplaçable par les autres éléments.

Exp. XXI. — Nous prenons trois lots de rats et les soumettons aux trois régimes :

1er lot — graisse et hydrocarbones,
2e lot — graisse et protéines
3e lot — hydrocarbones et protéines

la graisse étant du saindoux, l'hydrocarbone représenté par de l'amidon, les protéines obtenues en hachant du cœur de bœuf que l'on faisait ensuite bouillir et macérer, puis laver à l'alcool-éther.

Seul le *premier* lot subira une inanition vraie par suite de privation d'aliments azotés, donc — une *inanition protéique*. Le *second* lot pourra vivre indéfiniment, car, si la graisse, d'après l'opinion générale, ne se transforme pas en hydrocarbones, les protéines, au moins les protéines animales dont je me suis servi, peuvent donner lieu à une formation d'hydrocarbones. Le *troisième* lot ne souffrira pas non plus de son régime, car si les protéines ne semblent pas pouvoir se transformer en graisses (hors peut-être le cas d'empoisonnement au phosphore), les hydrocarbones peuvent produire des graisses en abondance. Donc, dans cette série d'expériences, il n'y a qu'un lot, le premier, qui pourrait nous donner une indication sur l'influence de l'inanition spéciale sur le thymus.

En fait, cette expérience ne donne aucune indication positive : en étudiant comparativement les thymus de neuf rats de deux mois partagés en trois lots et nourris de la manière décrite pendant une semaine dans une expérience et pendant deux semaines, dans deux autres, on ne constate aucune différence notable entre le volume du thymus, sa structure histologique, les manifestations de l'activité épithéliale chez ces rats et ceux de contrôle. Les rats à inanition protéique possédaient un thymus au moins aussi gros et lymphoïdique que ceux des autres lots. Seulement si l'on prolonge cette nourriture pendant un mois, on voit que l'inanition protéique commence à se manifester par des signes pathologiques et le thymus subit une infiltration graisseuse avec dissémination des lobules, mais sans que l'on puisse observer des images de sécrétion ou de la pycnose.

Exp. XXII. — Une autre série d'expériences a été basée sur les considérations suivantes. Si l'on nourrit trois lots — l'un, aux protéines, exclusivement ; l'autre, avec de la graisse seule ; un troisième, avec, seulement, des hydrocarbones, on obtiendra le résultat suivant : le *premier* lot assi-

milera l'aliment azoté et fabriquera les hydrocarbones nécessaires, mais sera en l'impossibilité de fabriquer des graisses ; il subira donc un régime *anadipique*. Le *second* lot souffrira d'*inanition protéique* et, en plus, restera *privé des hydrocarbones*, la graisse ne se transformant pas, dans l'organisme, en ces derniers. Le *troisième* lot sera simplement privé de *protéines*, car l'alimentation hydrocarbonée permet la formation de graisses.

Cette expérience donne des résultats plus probants que ceux de l'exrience précédente. Neuf rats du même âge que ceux d'expérience XXI sont nourris, ou avec du saindoux, ou avec de l'amidon, ou avec du muscle (cœur) bouilli, macéré, et lavé avec les solvants des graisses.

C'est le *premier* lot qui donne le résultat le plus intéressant, surtout quand on compare l'état du thymus de ces rats à l'alimentation protéique pure avec le thymus de ceux qui recevaient de la viande fraîche (rats carnivores) et qui avaient un thymus lymphoïdique. Ici, le thymus est assez fortement délymphoïdisé et, surtout, les images de sécrétion sont très multiples. L'épithélium est en pleine activité, de nombreux corps d'Hassal sont visibles, l'organe est fortement congestionné, ce qui se voit même à l'œil nu. Son volume est diminué par suite de délymphoïdisation, mais aucune dégénérescence graisseuse ne se manifeste. On trouve des naphtolophiles, des mastzellen, mais pas d'éosinophiles.

Le *second* lot (rats nourris à la graisse seule) présente également un thymus en activité épithéliale ; il est congestionné, délymphoïdisé, et ressemble à celui des rats du premier lot. Les images de sécrétion sont nettes et nombreuses, les corps d'Hassal également. Toutefois, de la graisse l'envahit, ce qui, avec le tissu connectif en travées plus apparentes, le différencie des thymus du premier lot.

Seul le thymus des rats du *troisième* lot, comme c'était à prévoir d'après le résultat de l'expérience précédente, ne présente aucune particularité remarquable. Il est assez lymphoïdique et aucun signe histologique ne parle en faveur de l'exaltation de la fonction sécrétoire. C'est presque un thymus normal, comparable à celui des rats de contrôle.

Quelles sont les conclusions que l'on peut tirer de ces observations ? J'essaierai de le faire, tout en ne cachant pas ce qu'une pareille interprétation comporte d'incertain. Procédons par éliminations successives et supposons, en premier lieu, que le rôle de la sécrétion thymique soit d'aider à l'assimilation digestive — action kinasique sur la production des sucs digestifs, par exemple, — supposition, disons-le tout de suite, quelque peu gratuite, puisque les expériences d'inanition et de suralimentation

nous ont montré que la sécrétion thymique est exaltée précisément dans le cas où aucune sécrétion digestive n'est en jeu (jeûne). Si c'était ainsi, il pourrait se présenter trois possibilités théoriques : action sur la digestion des protéines (pepsine, trypsine), sur la digestion des graisses (lipase, stéapsine), action sur la digestion des hydrocarbones (ptyaline, amylase, invertine). La première possibilité exigerait une augmentation de la sécrétion thymique dans le cas de la nourriture protéique abondante : les expériences avec les rats carnivores contredisent cette supposition. La seconde possibilité — digestion des graisses — exigerait une augmentation de la sécrétion chez le lot 2 de la dernière série d'expériences. Nous constatons, en effet, qu'il en est ainsi. La troisième possibilité exigerait une augmentation de sécrétion dans le lot 3 de la même expérience ; les faits contredisent cette supposition.

Donc, si la sécrétion thymique active un ferment, facilite une digestion, cela ne peut être que celle des *graisses*.

Voyons, maintenant, une autre série de suppositions : celles où l'on attribuerait au thymus — d'après les phénomènes que l'on observe en lui, pendant l'inanition, — un rôle dans le processus de l'utilisation des réserves de l'organisme pendant cette période critique. Les réserves de l'organisme sont ou de nature hydrocarbonées (glycogène) ou de nature graisseuse (tissu cellulaire graisseux), ou de nature protéique (sans forme organique spéciale). Si c'était à l'assimilation du glycogène (transformation en glucose, assimilation de la glucose) qu'aiderait le thymus, nous devrions nous attendre à voir sa sécrétion s'exagérer dans le cas du lot 2 de la seconde expérience, lot subissant, en plus de l'inanition protéique, une inanition hydrocarbonée. En effet, le thymus de ce lot présente des signes de sécrétion, qui sont pourtant explicables également par l'hypothèse d'une assimilation graisseuse, comme nous l'avons vu tout à l'heure. Si c'était dans l'assimilation des réserves graisseuses que consisterait le rôle de la sécrétion thymique, nous devrions voir celle-ci s'exalter, dans le cas du régime anadipique — lot 1 (2e expérience). En effet, ici aussi, la sécrétion est augmentée. Enfin, si c'était à l'utilisation des réserves protéiques que serait préposée la sécrétion thymique, nous la verrions s'exagérer dans les cas d'inanition protéique, ce qui n'a pas lieu, comme nous l'avons vu.

Donc, si c'est à l'utilisation des réserves organiques qu'aide la sécrétion thymique, nous sommes autorisés à présumer aussi bien une action sur les réserves hydrocarbonées que sur les réserves graisseuses. A ceci

est à ajouter la possibilité d'une action sur la digestion des graisses, durant l'alimentation par ses substances.

C'est afin d'aider au choix entre ces possibilités qu'ont été instituées les expériences suivantes.

Dans les expériences précédentes, les aliments qui composaient les régimes différents étaient donnés à volonté — en quantité supérieure au besoin des rats ; dans les expériences qui suivent, certains éléments ont été dosés.

Exp. XXIII. — 1 lot de rats reçoit : graisse à volonté, 1 décigr. de protéines par jour ;

2e lot de rats reçoit : 1 décigr. de protéines et 1 gr. d'hydrocarbone par jour ;

3e lot de rats reçoit : graisse et hydrocarbone à volonté.

Le premier lot sera privé d'hydrocarbones, car les graisses n'en donnent pas et la quantité minime de protéine qu'ils reçoivent est juste suffisante pour couvrir les pertes en substances azotées. Le second lot sera dans la nécessité d'attaquer ses réserves graisseuses, car les protéines et hydrocarbones qu'ils reçoivent ne suffiront pas à la consommation organique journalière. Le troisième lot de rats, quelle que soit la dose de composés ternaires qu'ils reçoivent, subira l'inanition protéique.

Réalisée durant dix jours sur douze rats de six semaines d'âge, l'expérience donne : chez les quatre rats du premier lot, un thymus assez volumineux, lymphoïdique, sans signes de sécrétion particulièrement multiples. Chez les rats du second lot, thymus peu volumineux, congestionné, fortement délymphoïdisé, à nombreuses images de sécrétion, des corps d'Hassal en formation, etc. Chez les quatre rats du troisième lot, le thymus présente sensiblement le même aspect normal que dans le premier lot.

Une donnée positive se dégage de cette expérience. C'est seulement dans le lot qui a été obligé de procéder à l'utilisation des réserves graisseuses, que de nombreux signes de sécrétion thymique ont été constatés. Dans les autres cas, rien de tel. Mais, si la question de l'influence de la privation de protéines sur le thymus se résout dans tous les cas négativement, on peut objecter que l'utilisation des réserves hydrocarbonées n'a pas eu lieu dans le premier lot, sa ration alimentaire (graisse à volonté et 0,1 gr. de protéine) étant caloriquement suffisante, sans qu'il y ait nécessité de recourir à l'utilisation du glycogène de réserve. Cette objection a sa valeur et, pour trancher la question, il est nécessaire d'avoir recours

à un procédé direct permettant d'obtenir un thymus appartenant à un animal en pleine utilisation de ses réserves hydrocarbonées. Un tel procédé existe — c'est l'action du froid, grâce auquel il est possible de faire utiliser rapidement à un animal la presque totalité de son glycogène.

Exp. XXIV. — Durant les jours de neige de 1913, on a fixé quatre jeunes rats de manière à les maintenir immobiles, et on les a exposés, mouillés, à la température extérieure. L'abdomen de deux rats est recouvert d'une couche de neige et ils meurent au bout de 35 à 45 minutes. Les deux autres sont mourants au bout de 2 heures, quand survient l'autopsie.

Le thymus de tous ces rats ne présente ni macroscopiquement, ni au point de vue histologique, aucune particularité ; il n'y a ni commencement de délymphoïdisation, ni images de sécrétion, ni congestion ; en un mot, l'organe des rats refroidis est pareil à celui des rats normaux du même âge. Le résultat est donc négatif et nous pouvons dire que le processus de l'utilisation active des réserves hydrocarbonées, provoqué dans ce cas par le froid, n'a aucune influence sur la sécrétion thymique.

Le tableau de la page 190 résume les expériences avec l'alimentation différentielle et l'action du froid.

De ce tableau découlent les conclusions suivantes : l'inanition générale, comme on le sait, provoque la sécrétion thymique ; parmi les formes d'inanition spécialisée, l'inanition protéique n'a pas d'influence sur la sécrétion. L'inanition hydrocarbonée pure ne provoque pas de sécrétion ; mais elle la provoque dans le cas où elle est combinée avec l'inanition protéique, par suite d'absorption exclusive de graisse. L'utilisation des réserves hydrocarbonées, par suite de refroidissement, ne provoque pas, non plus, de sécrétion thymique.

La privation en graisse (= utilisation de réserves graisseuses) provoque la sécrétion thymique dans tous les cas. Cette dernière constatation permet de présumer avec quelque peu de certitude un rôle de la sécrétion épithéliale du thymus dans le métabolisme des graisses durant l'inanition.

En effet, c'est durant les premières heures de jeûne que les réserves hydrocarbonées de l'organisme sont consommées. Et on sait que le thymus ne subit pendant les première heures de jeûne aucune modification notable surtout en ce qui concerne la sécrétion épithéliale. Un jeûne plus prolongé fait diminuer les réserves graisseuses de l'organisme ; c'est principalement au dépens de ces graisses de réserve que vit l'animal pendant l'inanition proprement dite. Nous n'avons pas besoin de rappeler qu'à ce

moment le thymus subit une série de modifications remarquables dont l'exaltation de l'activité sécrétoire forme un des principaux phénomènes. L'inanition protéique vraie ne commence que quand le jeûne a été déjà

EXP.	LOTS	RÉGIME	SUBSTANCES DONNÉES ET FORMÉES	SUBSTANCES MANQUANTES	ÉTAT DE L'ÉPITHÉLIUM THYMIQUE
XXI	1	Saindoux et amidon.	Graisses et hydrocarbones.	Protéines.	Pas de sécrétion.
	2	Saindoux et muscle pur.	Graisses et protéines; hydrocarbones formés aux dépens de protéines.	0	Pas de sécrétion.
	3	Amidon et muscle pur.	Hydrocarbones et protéines; graisses formées au dépens des hydrocarbones.	0	Pas de sécrétion.
XXII	1′	Muscle pur.	Protéines et hydrocarbones, formés à leur dépens.	Graisses.	Sécrétion.
	2′	Saindoux.	Graisses.	Protéines, hydrocarbones.	Sécrétion.
	3′	Amidon.	Hydrocarbones et graisses, formées à leur dépens.	Protéines.	Pas de sécrétion.
XXIII	1″	Saindoux et 0,1 gr. de muscle pur.	Graisse et protéines.	Hydrocarbones.	Pas de sécrétion.
	2″	1 gr. d'amidon; 0,1 gr. de muscle pur.	Hydrocarbones et protéines.	Graisses.	Sécrétion.
	3″	Saindoux et amidon.	Graisses et hydrocarbones.	Protéines.	Pas de sécrétion.
XX		Viande fraîche.	Protéines, hydrocarbones et graisses.	0	Pas de sécrétion.
XIX		Inanition absolue.	0	Protéines, hydrocarbones et graisses.	Sécrétion.
XXIV		Refroidissement.	0	Hydrocarbones brûlés.	Pas de sécrétion.

La « sécrétion » correspond dans tous les cas à une délymphoïdisation du thymus.

très prolongé (saut brusque de l'élimination d'urée); à ce moment l'activité sécrétoire du thymus est en déclin chez l'animal presque moribond.

On voit donc que l'histophysiologie du thymus de l'animal inanitié cadre bien avec son rôle présumé d'agent actif du métabolisme des réserves graisseuses. Reste à expliquer dans ce cas les résultats de l'expérience du

lot 2′ de la deuxième série, où une exaltation de sécrétion est constatée par suite d'alimentation graisseuse exclusive. Je ne crois pas violer les faits en cherchant l'explication de ceci non du côté de la simultanéité des inanitions protéiques et hydrocarbonées, mais simplement dans le fait que le thymus, jouant un rôle dans le métabolisme des graisses dans l'organisme, devient fonctionnel quand tout le travail de digestion et d'assimilation porte exclusivement sur ces substances — comme cela a lieu dans cette expérience.

Comme résultat général des expériences avec l'alimentation différentielle, nous pouvons envisager la probabilité d'existence dans la sécrétion thymique d'un agent de la transformation des graisses de l'organisme.

J'ai cherché à en obtenir la certitude par les expériences suivantes.

§ 29. — Action d'extrait thymique in vivo

Exp. XXV. — Un jeune rat de deux mois et demi est inanitié pendant 24 heures, son thymus est broyé avec du sable stérile et de l'eau salée à 0,8 p. 100; l'extrait est décanté et injecté dans la région inguinale gauche d'un autre rat ; au bout de 2 heures, on injecte les deux régions inguinales avec de l'osmium à 1 p. 100, prélève les parties graisseuses et les fixe dans le mélange d'Altmann. On compare sur coupe la région inguinale gauche qui a reçu injection d'extrait thymique, et celle de droite — normale. Dans la région gauche, on voit une régression très certaine du tissu graisseux : des cellules graisseuses sont manifestement revenues sur elles-mêmes, nombreuses sont celles qui, au lieu d'un grand globule noir, n'en montrent que deux ou trois de dimensions plus petites; plusieurs, — et précisément là où la fixation a été très bonne, — n'ont pas été noircies par l'osmium et se présentent sous forme de vides entourés de plasma ; le tissu graisseux est non seulement congestionné, mais parsemé de granulocytes; dans les vaisseaux et dans le tissu conjonctif général, on remarque d'assez nombreux grains noirs très petits, dont je ne saurais dire s'il s'agit de gouttelettes de graisse ou de précipité banal d'osmium. La région inguinale gauche est normale et ne présente pas de régression quelconque graisseuse.

Exp. XXVI. — On répète l'expérience en injectant l'extrait thymique d'un jeune rat, inanitié pendant douze heures, à une vieille ratte. L'endroit est toujours la région inguinale où l'injection pénètre bien et où la graisse est bien localisée ; on prélève au bout d'une heure la partie

injectée, on en étudie *in vivo* une partie, fixe une autre au formol ; cette pièce fixée est coupée par congélation et par le procédé à la gomme-gélatine.

L'étude *in vivo* ne montre pas grand'chose au point de vue histologique, mais ce que l'on constate par addition de colorant, c'est une teinte violette, caractéristique du mélange Bleu de Méthylène — Rouge Neutre, et un virage du Bleu d'Alizarine. Les nuances obtenues sont celles qui se produisent dans un milieu à réaction acide ; je ne suis pas éloigné de croire que cela est dû à la mise en liberté d'une certaine quantité d'acides gras. Les coupes à congélation et à la gomme-gélatine ont été colorées au Soudan III ; ici on voit nettement que de nombreuses cellules graisseuses ne contiennent plus de globules caractéristiques ; tantôt les cavités sont encore arrondies, tantôt la membrane cellulaire est appliquée contre le noyau de la cellule vide. L'aspect du tissu est tel comme on l'obtient quand la graisse a été mal fixée dans une pièce et ensuite partiellement extraite par les solvants d'une inclusion. On peut constater que c'est à l'endroit de l'injection même, reconnaissable par un extravasat d'un vaisseau lésé, que l'action destructive sur les cellules graisseuses a été à son maximum. Dans la région inguinale qui sert de contrôle, l'aspect du tissu graisseux est absolument normal.

Exp. XXVII. — On répète l'expérience avec l'extrait thymique d'un rat non inanitié ; après deux heures les phénomènes de destruction sont plus faibles que dans la première expérience, mais néanmoins, manifestes : les cellules graisseuses ne sont détruites qu'autour de l'endroit de l'injection.

Exp. XXVIII et XXIX. — On injecte de l'extrait de thymus d'un rat nouveau-né ; la destruction graisseuse est très peu marquée. Elle est également non appréciable avec l'extrait thymique chauffé à 75°. D'autre côté j'ajouterai que dans quelques expériences où des rats recevaient journellement 0,5 cc. de macération de thymus conservée sous toluol, les animaux mouraient au bout de quelques jours d'injections. Au début des injections, un rat pesait 16,5 gr., le jour de la mort 11,2 ; un autre pesait 17,5 gr. — pesait mort 9,5. Tous les deux présentaient des symptômes de cachexie et un amaigrissement très accentué.

Exp. XXX. — Quelques lambeaux des tissus graisseux de rat sont mis dans une éprouvette contenant de l'extrait thymique frais ; le tube est mis durant 1 heure à l'étuve à 37°, au bout de ce laps de temps on fixe les lambeaux à l'osmium et constate sur coupe l'absence de toute

destruction graisseuse. Le liquide ne montrait d'ailleurs pas de réaction acide.

Il est permis de conclure de ces expériences que l'extrait thymique possède une action destructive sur les éléments graisseux de l'organisme. Le thymus des rats inanitiés et des adultes est plus actif que celui des animaux bien nourris et des rats très jeunes ; le chauffage inhibe l'action destructive, la filtration à travers papier n'a pas d'influence.

Il s'agit donc d'une substance termolabile soluble dans l'eau ; cette substance ne développe son action que dans l'organisme vivant et non *in vitro*. J'en conclus que nous avons ici affaire non pas à un ferment lipolytique proprement dit, mais à une substance activatrice des lipases.

Cette action se surajoute donc à l'existence d'une substance nucléolytique que nous avons constatée dans les expériences avec l'extrait thymique des chiens et dont la présence est confirmée par le résultat analogue des expériences pareilles chez le rat.

Une constation hématologique intéressante a été faite sur les rats qui ont reçu en injections souscutanées des émulsions cellulaires obtenues en dissociant dans de la liqueur physiologique un thymus d'animal de la même espèce. Cette sorte de *greffe liquide* a pour résultat l'apparition dans le sang d'un très grand nombre de plaquettes sanguines. Il ne s'agit pas ici d'une confusion avec des débris cellulaires banaux, car ces plaquettes étudiées dans le sang prélevé à l'aide de pipettes paraffinées, fixé et coloré avec toutes les précautions nécessaires, montrent bien l'aspect caractéristique de thrombocytes avec bords irréguliers, masse centrale azurophile, présence par amas, etc. On connaît l'incertitude qui règne en ce qui concerne l'origine de ces éléments ; or, dans le cas de ces greffes liquides, on voit souvent des images de leucocytes polymorphonucléaires neutrophiles, avec des pseudopodes volumineux et comme en train de se détacher de la cellule. Les images observées me font croire que ces restes de corps protoplasmiques de leucocytes désagrégés pourraient durant quelques temps subsister dans le sang sous forme d'éléments indépendants, très labiles, comme cela se conçoit pour un élément incomplet, possédant une tendance à l'agglomération comme tout débris cellulaire et portant dans leur centre un grumeau colorable de nature probablement non chromatinique, mais n'étant qu'un reste plus ou moins transformé des granulations primitives de la cellule désagrégée. La crise hématoblastique provoquée par la greffe thymique liquide ne serait alors qu'une manifestation de la destruction leucocytaire occasionnée par celle-ci.

§ 30. — Influence de divers agents sur la structure du thymus

Nous avons déjà eu l'occasion d'étudier l'action d'un agent physique — le froid : le résultat est négatif quand l'application est intensive et de courte durée. Il se rapproche du résultat de l'inanition quand l'animal est exposé à une température basse, supportable durant un temps assez long :

Exp. XXXI. — Ainsi une portée de jeunes rats de trois semaines exposés pendant cinq jours à la température variable entre 3° au-dessus et 1° au-dessous de zéro, présentent des thymus délymphoïdisés par comparaison avec les animaux de contrôle du même âge conservés dans une pièce chauffée. L'aspect est le même que si l'on avait soumis ces animaux à une inanition lente et progressive à laquelle l'action du refroidissement prolongé peut être, en effet, physiologiquement comparée.

Exp. XXXII. — Un autre agent physique dont j'ai étudié l'action sur le thymus a été le *radium*. J'avais à ma disposition un tube avec 0,10 gr. de sel de radium dont le pouvoir était indiqué comme égal à 10.000 et qui influençait nettement la plaque photographique protégée. J'adaptais ce tube cousu dans une sorte de gilet sous le thorax de rats d'un mois d'âge. Un rat l'a porté durant trois jours, un autre durant une semaine, un troisième pendant dix jours. Tous les rats irradiés présentaient de la perte de poils à l'endroit correspondant à la place du tube ; une expérience de contrôle avec un tronçon de tube de verre adapté de la même manière n'a pas donné de perte de poils et le thymus de cet animal était normal. Chez les animaux irradiés, au contraire, le résultat histologique était chez tous du même signe et d'autant plus d'intensité que la durée de l'expérience a été plus longue : c'est surtout dans la régression numérique des lymphocytes thymiques que consistait le phénomène principal. On voyait en même temps les cellules du réticulum connectif phagocyter les débris pycnotiques nombreux — ce n'était donc pas par émigration, mais par destruction sur place que le thymus s'appauvrissait en éléments lymphoïdes ; mais un autre phénomène que, d'ordinaire, l'on observe pendant la délymphoïdisation — je veux parler des images d'englobement, de sécrétion, de formation de corps d'Hassal — manquait complètement dans les thymus irradiés. L'action du radium sur l'épithélium était nulle et la destruction des lymphocytes était certainement due à l'action directe des rayons. En rapprochant ces résultats avec les expériences

de RUDBERG, AUBERTIN et BORDET, REGAUD et CREMIEU, BECLÈRE et PIGACHE, sur l'influence des rayons de Röntgen sur le thymus, je crois pouvoir conclure à l'action spéciale des rayons β et γ du radium, qui seuls sont suffisamment pénétrants pour pouvoir agir dans les conditions de mes expériences et présentent également d'autres analogies avec les rayons X. L'action du radium sur le thymus s'expliquerait donc par la présence parmi ses radiations des rayons comparables à ceux du tube de Crooks et produisant le même effet physiologique.

EXP. XXXIII. — J'ai parlé dans le § 18 de l'action excito-sécrétoire de la pilocarpine sur le thymus. Un autre agent excitateur — le courant induit de la bobine de Ruhmkorff a été également appliqué par moi au thymus du rat. Ce procédé dont a essayé HAMMAR pour obtenir la contraction des myoïdes du poulet, ne lui a pas donné de résultat. Moi, de mon côté, en essayant d'exalter la sécrétion thymique par ce même procédé, ne suis pas arrivé à des résultats plus heureux : l'épithélium est resté réfractaire à l'action du courant interrompu assez fort, directement appliqué à l'organe ; le seul résultat histologiquement appréciable était une nécrose localisée aux endroits d'application prolongée des électrodes ; donc, jusqu'à nouvel avis, le thymus doit être considéré comme réfractaire à l'action excito-sécrétoire du courant électrique.

EXP. XXXIV. — Par suite d'une série d'expériences faites en collaboration avec M. le professeur C. GERBER, j'ai eu l'occasion d'observer l'action sur le thymus de rats d'âges divers d'un certain nombre d'alcaloïdes. Ont été injectées des doses diverses de sels de : aconitine, atropine, strophantine, strychnine, vératrine, et le curare.

Le résultat était nul avec l'aconitine, la strophantine, la strychnine et le curare. La vératrine et la pilocarpine d'un côté, l'atropine de l'autre, ont donné lieu à des observations intéressantes. Les expériences avec ces deux derniers alcaloïdes ont été reprises et m'ont donné les résultats suivants : la pilocarpine, comme nous l'avons déjà vu chez le chien, sous forme de chlorhydrate, possède une action incontestable sur l'épithélium thymique; à condition de ne pas dépasser chez le rat la dose de 1 milligr. par 10 gr. de poids, on voit se produire les mêmes phénomènes de sécrétion épithéliale exaltée, qui ont été décrites en détail chez le chien. La dose dépassée, on ne voit aucun signe de destruction cellulaire dans le thymus et l'exaltation de la fonction sécrétoire manque. Les meilleurs résultats ont été obtenus en injectant 1,5 milligr. de chlorhydrate de pilocarpine à un jeune rat de 30 gr. de poids, fixation — une demi-heure après l'injection.

La vératrine produit un effet qui peut être comparé à celui de la pilocarpine ; on voit également une exagération de la sécrétion, mais le dosage exact n'a pas été déterminé. D'autre côté, l'atropine (sulfate de) doit conserver par rapport au thymus la même réputation d'antagoniste de la pilocarpine qu'elle doit déjà à son action inhibitive envers d'autres glandes :

Exp. XXXV. — On injecte à un rat de deux mois (37 gr.) 1 cc. d'une solution de sulfate d'atropine à 0,5 % ; vingt minutes après, le thymus est fixé au Benda.

On obtient des préparations contenant une telle abondance de mitochondries punctiformes que le procédé à l'atropine semble être de choix pour leur mise en évidence. En même temps, — aucune image de sécrétion, ni de délymphoïdisation, — la cellule épithéliale est dans un repos complet ; elle est bourrée de mitochondries qui ne se transforment pas en produit de sécrétion et semblent s'amasser dans la cellule. Le nombre de lymphocytes et la structure générale du thymus sont normaux. Répétée avec des doses plus fortes, jusqu'à 8 milligr., l'expérience produisait les mêmes effets ; les doses très fortes (plus d'un décigr.) tuaient rapidement le rat sans qu'on observe des modifications caractéristiques de son thymus ; les doses plus faibles que 1 milligr. par 10 gr. de poids ne sont pas efficaces.

Exp. XXXV. — Il restait d'injecter simultanément les deux alcaloïdes ; c'est ce qui a été fait sur deux rats auxquels on a injecté à quelques instants d'intervalle la même dose de 3 milligr. de pilocarpine et de 6 milligr. d'atropine ; les deux rats tués une demi-heure après présentaient des thymus complètement normaux avec quelques images de sécrétion et un développement moyen du chondriome. Le seul phénomène à noter était un commencement de congestion thymique qui n'avait rien de particulier, car d'autres organes, foie, rein, intestin, l'étaient également. On peut conclure de ces expériences que l'épithélium thymique est soumis aux mêmes lois physiologiques que les autres épithéliums glandulaires de l'organisme, en ce qui concerne l'action d'alcaloïdes spécifiques envers la sécrétion.

Exp. XXXVI. — J'ai également essayé de nourrir des rats avec du thymus de veau ; quatre rats recevaient journellement 20 gr. de thymus frais de veau autant dégraissé que possible ; les animaux supportaient parfaitement bien cette sorte de nourriture et présentaient des signes d'engraissement et de pléthore. Le tableau de la page 197 donne les chiffres

de l'augmentation pondérale qu'ils présentaient par comparaison avec les rats de contrôle nourris de manière habituelle :

EN GRAMMES :	RATS THYMOPHAGES				RATS DE CONTROLE			
	♂	♂	♀	♀	♂	♂	♀	♀
Poids initial.................	76	94	65	102	73	98	66	104
Poids après 1 semaine.........	84	99	79	113	78	98	73	107
Poids après 2 semaines	100	113	118	121	95	108	86	114
Poids après 1 mois............	129	140	132	144	104	106	95	120

Le thymus des animaux thymophages était un thymus en tout comparable aux animaux à suralimentation carnée et en général à celui des animaux suralimentés. L'organe était fortement lymphoïdisé et son épithélium se transformait en grand nombre en cellules foncées. Des mitoses épithéliales typiques n'ont pas pu être trouvées malgré des recherches répétées ; en général, il me semble que c'est à une confusion avec les mitoses connectives du troisième type (§ 10) qu'est due la prétendue constatation d'une multiplication épithéliale active chez les animaux à thymus lymphoïdique. On voit en tout cas, que la thymophagie n'est nullement nocive pour l'animal, — au contraire.

Enfin, les thymus d'une grande série de rats ayant reçu des injections sous-cutanées de divers ferments et glucosides d'origine végétale et animale, ont été étudiés au point de vue de leur structure fine.

Ils provenaient d'expériences faites en ma collaboration par MM. les professeurs A. Berg, C. Gerber et le Dr H. Guiol ; les substances injectées ont été :

Suc de *Ecbalium Elaterium*
Latex frais ou bouillis de : *Ficus coronata*,
— — *Broussonetia papyrifera*,
— — *Maclura aurantiaca*,
— — *Morus alba*,
— — *Morus nigra*,
Pepsine *Poulenc*.
Trypsine *Merck*.

Les injections sous-cutanées chez les rats n'avaient en général aucune influence marquée sur la structure thymique hormis une congestion constatée avec l'élatérine et la trypsine.

Au contraire, les injections sous-péritonéales de latex de *Ficus coronata* m'ont permis de faire des constatations intéressantes concernant la production artificielle de formes cellulaires irritatives, concentriquement striées, en dehors du thymus. Je reviendrai sur ces observations au § 49, quand je traiterai en détail des diverses formes myoïdes du thymus.

Chap III. — Évolution du thymus des rongeurs

§ 31. — La substitution graisseuse et la glande hibernale

Nous rencontrons chez la plupart des Rongeurs, rats, souris, gerboises, — en moindre développement chez le cobaye et le lapin — une formation périthymique qui a déjà donné lieu à de multiples confusions par son aspect macroscopique se rapprochant de celui du thymus. Mais même l'aspect microscopique peut être trompeur quand nous avons devant nous non un thymus bien délimité de jeune, mais un organe d'adulte entouré et pénétré de graisse. Nous voyons à côté du thymus des lobules graisseux dont la structure générale et la division rappellent les dispositions du thymus ; il est vrai que les cellules de cette glande hibernale sont moins infiltrées de graisse que ceux que nous trouvons à proximité et entre les restes du parenchyme thymique, mais cette particularité n'a rien d'absolu et l'on rencontre des exemplaires de rongeurs, tels que la gerboise, chez qui il est vraiment impossible de dire où finissent les lobules thymiques et où commence la glande hibernale. Parfois même, on trouve des infiltrations lymphoïdes dans un lobule appartenant indubitablement à cette dernière.

L'origine de la glande hibernale est à chercher dans le mésenchyme indifférencié de la partie rétrosternale de l'embryon et l'on ne saurait considérer cet organe comme de provenance épithéliale ainsi que certains auteurs ont eu tendance à le faire ; néanmoins, les relations entre la glande hibernale et le thymus sont des plus intimes et il existe une certaine corrélation dans les modifications que subissent, chacun de son côté, les deux organes.

Le maximum du développement de la glande hibernale aussi bien au point de vue de son volume qu'au point de vue de la surcharge graisseuse

de ses cellules correspond à l'apogée de la lymphoïdisation thymique. Au contraire, dès que par suite d'interventions expérimentales ou par suite de conditions biologiques générales, le thymus subit une délymphoïdisation, la glande hibernale est le premier organe qui modifie parallèlement

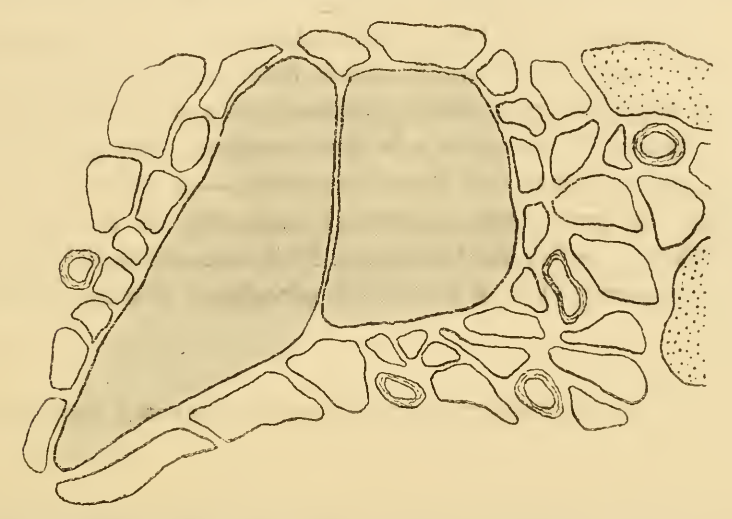


FIG. XIX. Thymus de fœtus de Souris, entouré de lobules de la glande hibernale. Obj. A, Oc. 2.

sa structure : avant que les autres réserves graisseuses disséminées dans le corps soient touchées, nous voyons une diminution de la quantité et du volume des globules graisseux qui remplissent les cellules de la glande hibernale. Autrement dit, l'activité épithéliale du thymus a une répercussion immédiate sur l'organe de réserve le plus proche du thymus et cette action se manifeste par une destruction de ses inclusions graisseuses ; on pourrait objecter qu'il s'agit d'une simple coïncidence, l'inanition agissant d'une manière spéciale sur chacun des deux organes, sans qu'il y ait lieu de chercher un lien quelconque entre les deux phénomènes et d'attribuer à l'un le rôle de cause agissante envers l'autre. La coïncidence n'en est pas moins significative, surtout dans la lumière des expériences citées dans le § 29 concernant l'action de l'extrait thymique sur les graisses.

De même que nous l'avons vu chez le chien, le thymus comme organe persiste chez le rat durant toute la vie ; la seule différence morphologique entre le thymus d'un jeune et celui d'un adulte consiste en un arrêt de l'augmentation du volume de l'organe, fait qui coïncide avec l'époque de maturité et l'arrêt général du développement organique. A partir de

ce moment, la masse totale du parenchyme thymique n'augmente plus et son évolution ultérieure sera sous la dépendance des conditions biologiques générales de l'existence de l'animal. Si celui-ci est dans de bonnes conditions de nutrition, cas normal pour les rongeurs domestiqués, nous ne tarderons pas à percevoir une surcharge graisseuse générale de l'organisme ; la glande hibernale subit cette surcharge et le tissu conjonctif périthymique de même origine que la glande hibernale est également apte à se charger de graisse ; c'est ainsi que commence la substitution graisseuse dans le thymus des rongeurs : le tissu conjonctif qui non seulement l'entoure, mais constitue un de ses composés, — le réticulum adénoïde — élabore des gouttelettes graisseuses, augmente de volume, sépare, isole et disperse les lobules thymiques. Mais toute autre est l'évolution chez les animaux sujets à l'inanition périodique, tels les rongeurs en liberté.

§ 32. — Le « fonds thymique » et la résistance a l'inanition. La castration

Nous avons vu que la multiplication des éléments épithéliaux du thymus est très peu active, pour ne pas dire nulle, et ceci aussi bien dans le thymus lymphoïdisé que dans le thymus en état de délymphoïdisation. Cependant, si dans le premier cas quelques cellules épithéliales deviennent foncées et dégénèrent, une destruction fonctionnelle et importante comme nombre n'a lieu que dans le thymus de l'animal jeûneur. Cette destruction est définitive et les cellules épithéliales qui ont acccompli leur cycle sécréteur et vital, ne sont pas remplacées par des éléments épithéliaux frais ; dans ce sens, nous avons le droit de parler d'un « fonds thymique » très épuisable, mais peu renouvelable ; de ces considérations découlent des conclusions concernant les conséquences du jeûne prolongé et habituel chez l'animal en état d'évolution organique.

Exp. XXXVI. — Si nous prenons un jeune rat de quatre semaines et lui faisons subir une inanition chronique durant un temps assez long pour qu'une grande partie de son épithélium thymique soit épuisé, à quoi l'on arrive en le maintenant à un régime de lait coupé d'eau pendant deux semaines, nous verrons dans la suite que l'animal ne se remettra jamais complètement ; même en lui donnant ensuite de la nourriture à profusion on pourra toujours le reconnaître des animaux de la même portée par son aspect malingre qui, s'il agissait d'une autre espèce, ferait parler de « faiblesse

congénitale », « chlorose », etc. Mais ce qui caractérisera surtout l'état spécial dans lequel se trouve l'animal, ce sera un essai de nouvelle inanition : tandis qu'un rat de la même portée la subira d'une manière normale, le rat « pré-inanitié » succombera dans la seconde ou troisième journée. La première inanition, loin de lui avoir conféré une « immunité » envers l'inanition, un « entraînement » dans le jeûne, semble l'avoir prédisposé à subir avec violence l'influence morbide de ce dernier.

L'explication est peut-être simple et je suis enclin à la chercher dans l'appauvrissement irrémédiable du fonds épithélial du thymus produit par la première inanition. Si la sécrétion thymique, comme nous pensons, intervient dans l'utilisation des réserves organiques, en l'activant, il est compréhensible que l'animal à fond épithélial réduit se trouve dans les conditions les plus mauvaises pour subir une nouvelle attaque de l'inanition, bien que ses réserves graisseuses aient été reconstituées; il meurt d'« inanition interne », ne pouvant à temps et de manière nécessaire utiliser ses réserves devenues inutiles ; en effet, chez les rats inanitiés une seconde fois, et morts par suite de cette inanition, l'état du tissu graisseux, même de celui de la glande hibernale, n'indiquait aucune consommation interne.

Pourtant, les observations sur les jeûneurs périodiques tels que les rongeurs en liberté semblent contredire ces données ; en effet, ils subissent des inanitions répétées et multiples et ceci sans qu'ils semblent souffrir de leur succession. On oublie qu'il s'agit dans tous ces cas d'un animal parfait ayant accompli la période critique du développement postembryonnaire, puisque déjà en maturité ; la première période d'inanition biologique — hibernale ou estivale selon les latitudes — ne survient que quand le jeune animal est déjà en état de la supporter, ayant achevé à ce moment son évolution organique.

Sous ce point de vue, les résultats des expériences de castration peuvent être interprétés autrement qu'à l'aide de l'explication que donnent leurs auteurs, c'est-à-dire d'une relation fonctionnelle entre le thymus et les glandes génitales.

Un animal châtré est un individu relativement suralimenté, car la cause d'un mode de dépense énergétique est aboli chez lui en tant qu'organe et en tant que mobile d'action ; on connaît la facilité avec laquelle les animaux ayant subi cette opération constituent des réserves graisseuses considérables et déjà les observations anciennes de Wharton rapprochaient l'état du thymus, d'un côté chez les animaux entiers et les ani-

maux au repos, de l'autre chez les animaux châtrés et ceux fournissant un travail. Ces observations s'approchaient singulièrement de la vraie solution de cette question : le thymus volumineux et lymphoïdique de l'animal privé de glandes génitales ressemble à celui de l'animal suralimenté. On a constaté également que la régression thymique débute dans les conditions normales à un moment où l'animal entre en maturité sexuelle et que la castration éloigne le début de la régression thymique. Pour comprendre ceci il ne faut pas perdre de vue la différence considérable qui existe entre l'intensité du métabolisme du jeune et de l'adulte. Ainsi, tandis qu'un cheval adulte consomme 11,3 kg. cal. par jour, un cheval nouveau-né en consomme 26,56 et double de poids en 60 jours ; parmi les rongeurs, la souris double son poids dans les premiers quatre jours qui suivent la naissance (M. Rubner). On conçoit donc que dans ces conditions de métabolisme accentué, la consommation organique d'un jeune animal est incomparablement plus active que celle d'un animal parvenu au terme de sa croissance et ceci nous explique le rôle considérable que joue chez le premier un organe essentiel de la régularisation du métabolisme interne qu'est le thymus.

La castration, hormis la rupture de l'équilibre au profit de suralimentation qu'elle apporte, se fait sentir également par l'influence qu'elle exerce envers le phénomène de la continuation de la croissance organique. Chez les animaux châtrés, les cartilages des os longs ne s'ossifient que tardivement et, ainsi que je l'ai observé, par exemple, sur des chats, ils acquièrent une taille supérieure à celles de leurs congénères normaux ; des faits analogues s'observent chez d'autres espèces (M. Caullery). Il n'y a donc rien d'étonnant si à cette persistance de condition infantile correspond une persistance de l'aspect, du volume et du rôle infantile du thymus.

§ 33. — Le thymus et la parabiose

J'ai essayé de préciser cette différence entre le rôle plus important de l'organe chez le jeune et le rôle moins important qu'il joue chez l'adulte par des expériences de parabiose (union siamoise) entre des jeunes et des vieux rats.

Exp. XXXVII. — On prend deux rats de plus de deux ans d'âge provenant d'une même portée connue et présentant le jaunissement de poils caractéristique des vieux rats blancs. Un rat est sacrifié et son

thymus prélevé comme pièce de contrôle, l'autre subit l'opération suivante : après avoir rasé le dos on y pratique au milieu une incision de 3 cm. de longueur qui sectionne le derme et la couche musculaire profonde. En même temps on pratique une ouverture longitudinale de mêmes dimensions dans la paroi ventrale d'un jeune rat de trois semaines d'âge, ouverture qui met à nu l'intestin. Les lèvres des deux plaies sont suturées les unes aux autres de manière que le jeune rat soit placé sur le dos du vieux et que la cavité péritonéale du premier communique directement avec les espaces intermusculaires du dos du second ; on est obligé d'attacher les pattes du petit rat à la peau du grand par des sutures pour éviter les torsions et les glissements ; on prend également les précautions nécessaires pour éviter la souillure des plaies par les déjections du jeune rat. La soudure s'effectue au bout de deux à trois jours par première intention et les animaux se portent bien, sans que le vieux rat essaye de se libérer de son fardeau (essais qui rendent impossible l'opération sur d'autres espèces, le chien, par exemple). Les deux rats font preuve d'un grand appétit et plusieurs personnes me font part de leur impression — que le grand rat ne présente plus l'oppression respiratoire commune chez les rats âgés. On laisse vivre le couple pendant deux semaines et le sacrifie ensuite ; on constate que les parois du corps du jeune et du vieux se sont parfaitement unies et vascularisées, que l'intestin du premier forme hernie dans le dos de l'autre et y a même contracté quelques adhérences ; la communion humorale entre les deux animaux n'a donc rencontré aucun obstacle.

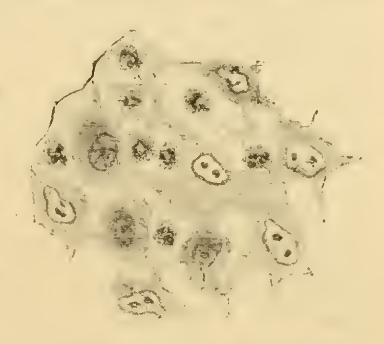


Fig. XX. Destruction d'un follicule thymique chez un Rat parabiotique. Apochr. 2 mm., Oc. comp. 6.

Le thymus du jeune rat ne présente aucune particularité notable ; c'est un thymus normalement lymphoïdisé, caractéristique pour un rat de cet âge ; l'influence de l'union siamoise sur le thymus du jeune est donc nulle et ceci indique l'absence d'une substance thymotoxique dans l'organisme des animaux adultes.

Pour comprendre les phénomènes que l'on observe dans le thymus du vieux rat, on n'a qu'à le comparer à celui de contrôle. Chez celui-ci nous voyons un thymus peu lymphoïdique, en lobules dispersés, et entouré de graisse ; l'épithélium, dont les éléments sont peu nombreux, se pré-

sente en état d'activité modérée. Les éléments connectifs sont abondants et la vascularisation accentuée.

Tout autre est l'aspect du thymus appartenant au vieux rat parabiotique. Nous y rencontrons deux types de lobules : une sorte de différenciation se produit parmi les diverses parties du thymus dispersées primitivement. D'un côté, nous voyons des lobules qui se sont rapprochés par disparition de graisse interstitielle et qui confluent en formant un lobe fortement lymphoïdique et avec de nombreuses petites cellules en mitose. L'épithélium n'est pas apparent, il n'y a aucun corps d'Hassal. La vascularisation est très peu accusée et l'aspect général se rapproche, sans illusion possible, d'un lobe thymique de jeune rat. D'autre côté, quelques lobules périphériques subissent une évolution contraire : les lymphocytes y sont très rares, sans qu'on en voie de pycnotiques. Les restes du syncytium épithélial sont à nu et subissent une destruction active de la part de très nombreux acidophiles dont ses mailles sont remplies. Les cellules épithéliales ont un plasma érodé et présentent un aspect qui se rapproche de la « cellule sombre » ; on constate l'absence complète de grains ou de mitochondries.

Je ne crois pas pouvoir interpréter autrement ce résultat qu'en parlant d'une réviviscence lymphoïde partielle du thymus, accompagnée d'une destruction totale de certains de ses follicules. L'influence de la parabiose avec un animal jeune a eu pour effet chez l'animal âgé un retour du thymus à l'état infantil, caractérisé par une forte lymphoïdisation et un renouveau de la structure compacte.

Quelle est la cause de la destruction de certains de ces follicules ? Il ne sera pas téméraire de croire qu'il s'agit de ceux dont l'état de régression trop avancé empêchait un retour lymphoïdique. Ce dernier se produit-il par immigration ou par prolifération connective ? L'expérience suivante nous apportera une réponse.

Exp. XXXVIII. — Trois rats sont mis en parabiose avec trois rats jeunes de quatre semaines ; on sacrifie un couple au bout de six jours. Dix jours après l'opération, le vieux rat du second couple, qui se trouvait être une ♀ pleine, met bas. Les produits sont normaux, mais le jeune rat du couple parabiotique est mourant ; un jour avant on avait déjà constaté qu'il semblait malade, avait la fièvre et une diarrhée. (Je rapprocherai cette observation du fait signalé par Graf et Landsteiner de la toxicité spéciale du sérum des parturiantes.) Le troisième couple est autopsié au bout de 21 jours.

Les thymus de tous les trois jeunes rats ne présentent pas plus de particularités que celui du jeune rat de l'expérience précédente. Même celui du rat mourant, dont on a parlé tout à l'heure, n'est pas délymphoïdisé, ce qui prouve entre autres choses qu'il ne s'agissait pas ici d'une maladie infectueuse, celle-ci amenant chez les rats une délymphoïdisation rapide du thymus.

Le thymus du vieux rat ayant vécu 21 jours confirme les observations faites sur le rat correspondant de l'expérience déjà décrite : On trouve un thymus composé de trois lobes volumineux et compactes, fortement lymphoïdisés. Les environs sont remplis de tissu connectif et graisseux et on n'y trouve plus de traces de follicules qui avaient pu être détruits.

Le thymus du rat ayant vécu en parabiose pendant 6 jours nous permet de surprendre le début du processus. Le thymus est encore dispersé, mais la lymphoïdisation est déjà avancée ; on ne voit pas de lymphocytes dans les environs du thymus ; il n'y a donc ni immigration, ni émigration. Pourtant le nombre des lymphocytes dans le thymus est déjà grand, mais les mitoses y sont relativement peu nombreuses. A une observation attentive, on constate l'existence d'amitoses et de proliférations d'éléments connectifs jeunes ; c'est à eux que sont dus les débuts de la lymphoïdisation, qui se poursuit ensuite par la multiplication caryocinétique active de jeunes lymphocytes. D'autre côté, on assiste également au début de la destruction de plusieurs follicules ; il semble que ce sont les follicules complètement isolés qui sont les victimes de ce processus.

Le nombre restreint des lymphocytes qu'ils contiennent ne présente pas de mitoses, pas plus que les travées épaisses connectives de leur intérieur — des signes de prolifération. De nombreux phagocytes entourent les follicules et pénètrent en partie dans leur intérieur. Je note, qu'étant à l'extérieur, les polymorphonucléaires ne présentent pas d'affinités acidophiles prononcées, qu'ils acquerront par la suite.

Les expériences de parabiose nous donnent donc la possibilité de concevoir une des différences qui caractérisent le thymus juvénile. C'est sa *plasticité* qui lui permet selon les nécessités auxquelles le soumet le mode de nutrition du jeune organisme, tantôt d'être le lieu de production d'une grande quantité de lymphocytes, tantôt de se comporter comme agent destructeur de ces derniers et comme producteur de sécrétion spécifique. Cette plasticité est considérablement atténuée chez l'adulte et, — même

dans les expériences de parabiose qui le soumettent à des influences stimulantes, — le thymus ne se plie qu'incomplètement aux nouvelles conditions.

La constatation de l'existence de ces influences stimulantes est un autre enseignement que nous pouvons tirer de ces expériences ; elle s'exerce ici par la voie humorale, car cette communication existe largement entre les deux animaux parabiotiques : en injectant une dose mortelle de sulfate de strychnine au jeune rat d'un couple siamois, on ne tarde pas à voir se produire des phénomènes tétaniques et même la mort chez le rat âgé. Quel est le caractère des substances qui empruntent cette voie ? Il est difficile de se prononcer, mais je croirais plutôt à l'influence de la composition générale du sérum de jeune animal, de sa richesse en éléments activant le métabolisme nutritif, qu'à l'existence d'une substance spécifique, « thymostimulante ».

C. ARTIODACTYLES. INSECTIVORES. CHÉIROPTÈRES

§ 34. — Notes anatomiques et histologiques

Les caractères anatomiques du thymus chez le bœuf et le mouton sont trop connus pour que j'aie besoin d'insister sur ce point ; je m'élèverai seulement, en ce qui concerne ces thymus volumineux, contre la prétendue possibilité de leur déroulement en chapelets, ce qui n'est qu'une violation des vraies relations entre les divers lobes et lobules de l'organe. On pourrait plutôt parler ici d'une mosaïque massive dont chaque élément serait constitué par l'excroissance d'un autre, que d'une structure en grappe.



Fig. XXI. Injection lymphatique d'un thymus de Veau. Gr. nat.

Les injections lymphatiques pénètrent très facilement dans le thymus de veau et la figure XXI reproduit les images que l'on obtient ; on voit que le système lymphatique présente ici les mêmes particularités que chez les autres mammifères étudiés.

Le thymus du mouton m'a permis d'observer les plus gros corps d'Hassal que j'aie jamais rencontrés ; on les voit déjà à l'œil nu et l'on peut compter jusqu'à douze couches cellulaires dans les éléments qui les composent.

La structure fine des cellules épithéliales chez le veau, le mouton et la chèvre reproduit les types habituels des mammifères. Les mitochondries et la sécrétion sont bien visibles dans les thymus des animaux des abattoirs, qui sont toujours quelque peu inanitiés auparavant.

La chèvre est le seul mammifère étudié qui possède dans son thymus des corps striés bien caractérisés sans que l'on puisse pourtant distinguer nettement l'origine de ces derniers ; il faut pour cela, comme nous le ferons, s'adresser à des espèces particulièrement favorables à ce point de vue. L'organe de la chèvre est disposé comme celui du mouton et du bœuf, au-dessus du cœur et sur les gros vaisseaux, avec une partie qui fait saillie et se prolonge dans le cou.

On retrouve le thymus dans la même position chez le dromadaire ; malgré la longueur du cou on n'y voit que peu de tissu thymique, la masse presque totale de l'organe est dans le thorax, même chez les deux embryons de chameau que j'ai pu étudier; chez un embryon de 24 cm. le thymus est bien développé, assez plat, et composé de deux parties que l'on peut facilement isoler ; les coupes ne montrent rien de particulier, — on a affaire à un thymus lymphoïdique habituel à cette époque du développement embryonnaire. Le fœtus à terme l'a très volumineux, bilobé et de couleur rosée, l'organe est médian et globuleux ; les coupes permettent de saisir la formation des premiers corps d'Hassal, qu'on retrouvera ensuite en abondance chez un chameau de 7 à 8 ans, à thymus déjà sensiblement réduit. La régression est encore plus forte chez une chamelle de 16 ans (âges indiqués d'après les dires des bouchers arabes), des lobules erratiques sont néanmoins présents, bien que plongés dans un tissu cellulaire qui les cache et nécessite une dissection.

Le thymus du sanglier sauvage (laie adulte) présente quelques différences avec la disposition que l'on trouve chez le cochon domestique — l'organe, même chez l'animal avancé en âge, est assez volumineux, bien que de la graisse s'y soit partiellement substituée ; sa place est médiane, directement sous le sternum et il dépasse l'ouverture de la cage thoracique ; la structure histologique n'offre rien de particulièrement remarquable.

En passant aux Insectivores, je noterai que les Macroscélides (« rat à trompe ») ne m'ont montré qu'un thymus thoracique, au voisinage immédiat du cœur. Bien développé, l'organe est entouré de tissu graisseux, qui offre un certain intérêt en ce qu'il constitue un lien de passage entre la glande hibernale proprement dite et la simple graisse périthymique. Sans posséder l'individualité d'une glande hibernale, cette graisse qui se développe autour et près du thymus, présente au microscope une tendance à la lobulisation et nous permet de concevoir le mode philogénétique de la formation de cet organe. On ne devrait, semble-t-il, le considérer que comme une adaptation héréditaire du mésoderme voisin du thymus à la nécessité périodique d'un dépôt graisseux dans les environs et autour de ce dernier organe.

Un autre Insectivore, en effet, le hérisson, possède une glande hibernale très développée ; elle existe chez le nouveau-né et ne fait qu'augmenter, ainsi que le volume du thymus, dans le premier mois de la vie : je ferai remarquer que le hérisson appartient à une des rares espèces dont l'épithélium thymique offre des signes de multiplication active dans la vie post-embryonnaire. Mais elle cesse au début de la première période d'hibernation et d'après ce que l'on voit chez l'adulte, tout le cycle vital du thymus n'est qu'une destruction progressive et périodique du fonds épithélial constitué. Entre deux thymus également lymphoïdisés, celui d'un jeune hérisson de quelques mois et celui d'un hérisson âgé en été — la différence consiste dans le nombre relatif des cellules épithéliales : nombreuses et normalement syncytiales chez le jeune, elles sont rares, en îlots et même disséminées et isolées chez l'adulte.

Les chauves-souris possèdent ceci de commun avec la souris ordinaire que leur thymus présente la même structure massive sans lobulisation ; ce sont deux simples grains thymiques accolés qui constituent tout l'organe. Les dispositions vasculaires sont des plus élémentaires : un seul vaisseau pénétrant dans le lobule se divise en un grand nombre de ramifications qui, après avoir traversé l'organe, se rendent dans une veine marginale qui l'entoure. Histologiquement, je ne peux noter que le développement des glandes hibernales et l'absence des corps d'Hassal ; en effet, toutes mes chauves-souris étant prises pendant la bonne saison et en bon état de nutrition, tout signe d'activité thymique sécrétoire était absent chez elles [1].

1. Le thymus d'un *Macacus Rhesus* jeune et en bonne santé, était très grand, entièrement contenu dans la cavité thoracique, fortement adhérent au péricarde et couvrant la moitié supérieure du cœur.

DEUXIÈME PARTIE

Thymus des Sauropsidés.

A. OISEAUX

Chap. I. — Morphologie générale

§ 35. — Anatomie (Gallinacés et Colombins)

Le thymus du coq, de la pintade, du pigeon et de la tourterelle jeunes est représenté par deux bandes irrégulières de tissu rose jaunâtre longeant les vaisseaux et les nerfs du cou des deux côtés de la colonne vertébrale, — entre la peau et la veine jugulaire. Cette bande n'est pas de structure uniforme : on peut distinguer de place en place des renflements ronds ou allongés, le plus souvent aplatis dans le sens radiaire. Chez l'animal plus âgé, ces renflements s'individualisent et on a deux chapelets composés de grains aplatis et de grosseur inégale, unis par le tissu conjonctif qui entoure la veine jugulaire. La couleur peut varier du blanc laiteux jusqu'à une teinte cramoisie, donnant à l'organe un aspect congestionné, ce qui est occasionné par l'abondance de vaisseaux disposés à sa superficie. De la graisse entoure souvent l'organe, de manière à nécessiter une sorte d'énucléation pour arriver à en isoler les grains ; il n'y a pas de capsule thymique générale, bien que chaque grain thymique soit individualisé par une différenciation membraneuse du tissu conjonctif environnant. Macroscopiquement, chaque grain se subdivise en lobules, moins nets pourtant que chez les mammifères à thymus lobulé ; parfois au contraire, surtout chez la pintade, la surface des grains est complètement lisse et n'indique pas plus les divisions internes que celle d'un ganglion lymphatique de mammifère. Au microscope, une section médiane — dans le sens perpendiculaire à celui de l'aplatissement du grain — permet de constater que celui-ci ne comprend que rarement un nombre de follicules dépassant la douzaine ; parmi eux, un ou deux méritent de nom de follicules principaux, étant disposés au centre et de diamètre plus grand que les autres. Les contours des follicules sont plus simples que chez la plupart des mammifères et leur contact plus intime leur imprime très souvent une forme polyédrique.

Il est impossible de donner chez les gallinacés et colombins une défini-

tion exacte des endroits où commence et où finit le chapelet thymique : tantôt il s'élève jusque très près de la tête, tantôt on ne trouve les premiers grains qu'en bas du premier tiers du cou. Le plus souvent, il descend jusque dans le thorax, mais parfois j'y ai cherché vainement du tissu thymique : il ne faut pas oublier que les ganglions lymphatiques intrathoraciques, bien que n'étant pas constants dans les deux ordres, peuvent néanmoins prêter à confusion. (S. Fleury.)

§ 36. — Vaisseaux, lymphatiques et nerfs

Quand on essaie d'isoler le thymus du coq ou du pigeon, on voit se produire presque à chaque coup de scalpel des hémorragies abondantes. Les voies d'accès sanguin sont donc nombreuses ; les relations topographiques avec l'artère carotide et la veine jugulaire permettent de concevoir les facilités d'irrigation que possède le thymus. Est-ce par un vaisseau thymique spécial, ou par une série de prises sur les conduites principales que le thymus est fourni en sang ? Le résultat d'injections totales me semble militer en faveur de la dernière supposition : si on ligature une carotide au milieu du cou, le thymus ne s'injecte que jusque près du niveau de la ligature, — la partie supérieure n'ayant évidemment pas de relations vasculaires directes avec la partie inférieure ; ce système de vascularisation permet de comprendre l'indépendance relative des grains thymiques et l'absence d'un semblant même d'axe central.

On se rend compte, en pratiquant les injections, que chaque grain thymique pour soi est abondamment pourvu de vaisseaux. La distribution de ces vaisseaux est la suivante : Les artères pénètrent obliquement dans une des travées qui entourent le follicule principal et se divisent ici pour se rendre dans celui-ci et les follicules qui l'environnent. Dans l'intérieur des follicules a lieu la division en capillaires, qui ne présentent pas de pinceaux comparables à ceux des mammifères. La sortie du sang s'effectue par des veinules radiaires qui s' imprègnent bien avec le chromate d'argent ; les veines sortent du grain thymique par la même voie que les artères et communiquent en dernier lieu avec la veine jugulaire. Leur injection présente des difficultés dues à la stagnation de la masse dans les capillaires du thymus ; l'on n'arrive à la surmonter qu'à l'aide d'un massage.

Au contraire, l'injection du système lymphatique (chez le pigeon) se fait assez facilement à condition que l'on réussisse de piquer à l'aide d'une

canule en verre étiré un des deux conduits lymphatiques qui longent la jugulaire ; il vaut mieux injecter de bas en haut et entre deux ligatures totales du cou ; on voit alors que l'injection pénètre, assez irrégulièrement il est vrai, dans les grains thymiques ; les follicules se remplissent en entier par l'injection et leur centre avant la périphérie ; ceci nous montre que, de même que chez les mammifères, la direction du courant

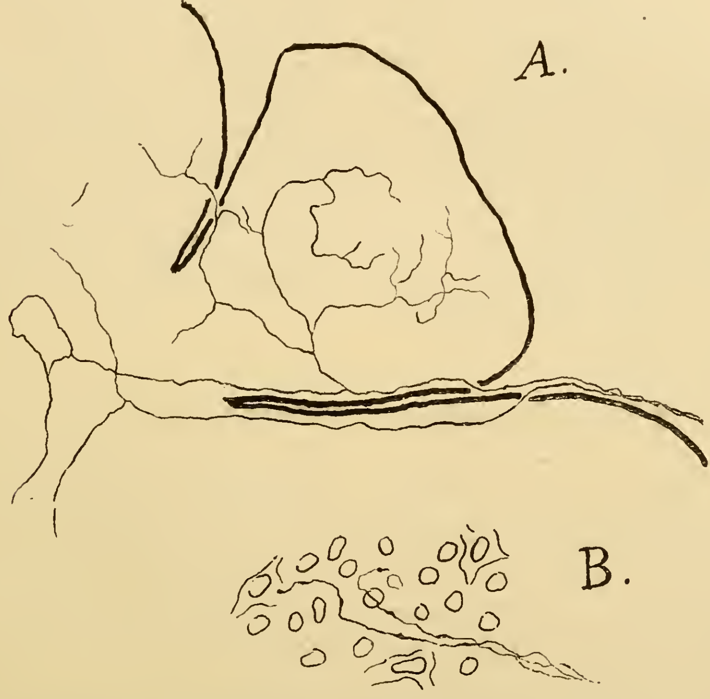


FIG. XXII. Innervation du thymus, de Pigeon ; A. — réseau superficiel ; B. — terminaisons dans le parenchyme. Bleu de Méthylène. Obj. COc. et E. 2

lymphatique est centrifuge dans le follicule et que la lymphe joue dans le thymus de rôle d'un véritable liquide interstitiel, milieu où baignent tous les éléments cellulaires ; l'absence de manchons lymphatiques autour des vaisseaux est une simplification par rapport aux mammifères ; il n'y a pas, pour ainsi dire, de vraies voies lymphatiques, car les interstices du tissu conjonctif servent à la progression de la lymphe qui suit ainsi les vaisseaux sanguins. On peut également injecter en entier un grain thymique en le piquant directement.

L'innervat'on du thymus du pigeon et de la poule, étudiée par la méthode au Bleu de Méthylène, offre les caractéristiques suivantes : Les

nerfs assez volumineux longent les vaisseaux interfolliculaires, parfois par deux qui poursuivent leur route parallèlement ; leurs ramifications couvrent la superficie des follicules en constituant un réseau moins dense que celui que l'on observe chez les mammifères ; ces rameaux superficiels traversent d'un follicule à l'autre en faisant pont par-dessus les travées de l'organe. La figure XXII donne une idée de leur parcours. En ce qui concerne leur mode de distribution à l'intérieur des follicules, j'ai pu constater qu'ils y pénètrent au niveau d'une encoche produite par l'entrée d'un vaisseau ; le rameau se rend directement dans le centre du follicule, puis se divise et fait un retour à la périphérie. Je n'ai pas pu voir si les terminaisons nerveuses dont on aperçoit les boutons terminaux s'appliquent de préférence aux éléments épithéliaux ou non. Ajoutons que la même méthode met ici en évidence, comme chez les mammifères, des fibres qui présentent la morphologie des élastiques. La méthode de Golgi réussit surtout à montrer l'abondance extrême du réticulum conjonctif, auquel nous reviendrons.

§ 37. — Les éléments libres et la charpente

En ce qui concerne les éléments constitutifs du thymus des gallinacés et colombins, ainsi d'ailleurs que de tous les oiseaux étudiés, on peut affirmer leur homologie parfaite avec ceux que nous avons eu déjà l'occasion d'étudier chez les mammifères. Dans les frottis, la masse principale est composée de cellules petites et globuleuses. Plus rarement, on rencontre des cellules épithéliales à corps protoplasmatique volumineux et dont les prolongements sont épais ; on rencontre également des cellules conjonctives plus ou moins fusiformes et dont les prolongements sont fins ; en plus, on trouve des globules rouges et des macrogranulocytes de trois types : se surajoute ici le granulocyte caractéristique des oiseaux à grains acidophiles et cristalloïdes, baculiformes ou fusiformes ; on voit également des phagocytes conjonctifs bourrés d'inclusions multiples et divers.

Il est très facile de prouver que la présence de tissu conjonctif différencié en réticulum — décrit chez les mammifères — est un fait constant et même plus prononcé encore chez les oiseaux. Presque à coup sûr, en employant la méthode au chromate d'argent, on verra que les follicules sont traversés par des tractus conjonctifs épais et ceci de toute

part ; à ces tractus sont joints de véritables toiles d'araignées réticulaires dont on voit nettement la disposition, caractéristique pour le tissu conjonctif intrathymique (figure XXIII). Chaque maille de ce réticulum comprend un ou deux lymphocytes que l'on peut colorer dans les coupes provenant de pièces traitées par l'argent. Les connexions évidentes avec le tissu conjonctif périthymique mettent hors de doute la nature connective de cette formation, — suffisamment soulignée déjà par sa grande affinité envers l'argent, soit dans son emploi après le chrome, soit dans la méthode de Bielchowsky, soit dans la méthode de Ramon y Cajal. Toute sa morphologie, la pauvreté en noyaux, son affinité prononcée au BrH et même aux mélanges picriques, permet également de s'en rendre compte. Il est inutile d'ajouter que la dissociation, la digestion pancréatique ne font que d'apporter des arguments concordants prouvant l'existance de ce réticulum adénoïde typique. Il faut dire, qu'ici aussi la distribution topographique du réticulum est des plus variables ; on le trouve plus souvent disposé par îlots réticulaires entourant d'autres îlots de nature épithéliale. On ne peut pas parler chez les oiseaux de « moelle » ou d' « écorce » du follicule, division qui même chez les mammifères ne présente qu'un avantage descriptif, mais ne correspond à aucun caractère morphologique profond.



FIG. XXIII. Imprégnation argentique (méthode de Golgi) des travées et formations réticulaires connectives chez la Poule. Obj. C, Oc. 2.

Le syncytium épithélial des oiseaux ne présente rien de particulier, hormis la facilité avec laquelle il s'isole en îlots détachés ; on ne peut pas — encore moins que chez les mammifères — parler ici de l'existence d'une substance centrale exclusivement ou de préférence épithéliale. D'ailleurs, l'étude des coupes sériées nous montre que les follicules polyédriques peuvent être complètement séparés les uns des autres par des travées conjonctives ; en plus, la bande thymique (continue chez le jeune oiseau, au moins apparemment), se résout presque toujours plus tard en une série

de grains. Tout ceci fait que les agglomérations de l'épithélium thymique sont absolument indépendantes chez les oiseaux.

La cellule épithéliale prise en soi possède une structure analogue à celle qui a été décrite chez les mammifères : plasma réticulaire à contenu finement granuleux après l'osmium (fig. 43, pl. V), clair après la plupart d'autres fixateurs. On y trouve diverses inclusions — les unes d'origine extérieure, tel les lymphocytes englobés et leurs restes, les autres d'origine interne — mitochondries, différenciations plasmiques, granulations de sécrétion. Quelquefois, on aperçoit un diplosome. Le mode d'union des cellules épithéliales présente quelques différences à noter ; elles forment des îlots syncytiaux plus serrés, à mailles plus petites, à tendance générale à l'agglomération ; on trouve souvent à l'intérieur du follicule des îlots séparés, composés presque exclusivement d'épithélium à prolongements rétractés, donnant l'impression d'une masse épithéliale presque continue, très peu spongieuse. Nous verrons plus bas que ce port spécial de l'épithélium thymique des oiseaux donne facilement lieu à des formations atypiques particulières.

Les lymphocytes ne se signalent par aucune particularité notable. Ce type de cellule — un des premiers qui apparaît au cours du développement ontogénétique — semble être très ancien et s'être conservé presque sans variations dans toute l'échelle des vertébrés. Tel que nous l'avons vu chez les mammifères, nous le revoyons chez les oiseaux et la suite nous le montrera sous le même aspect jusque chez les formes les plus inférieures de l'embranchement. Il est donc inutile de répéter la description donnée au § 7, description qui se vérifie dans tous les détails chez les oiseaux. La similitude entre les lymphocytes thymiques et ceux de la circulation générale ne fait pas de doute pour l'observateur qui a eu l'occasion de comparer une coupe de thymus traitée par les méthodes cytologiques avec une coupe de rate traitée par les mêmes méthodes. On pourrait peut-être objecter, qu'en moyenne les lymphocytes du thymus semblent posséder une bordure protoplasmique moins large que ceux de la circulation générale, mais il n'existe pas d'échantillon-type de lymphocyte et cette observation ne pourrait démontrer qu'une chose, — la présence plus fréquente dans le sang de la variété plus volumineuse de cette cellule.

Nous ne nous arrêtons pas ici à la description des macrogranulocytes dont j'aurai à parler au chapitre de l'histophysiologie du thymus des oiseaux.

§ 38. — Histogénèse des éléments thymiques

L'étude du thymus des mammifères nous a montré que la question histogénétique se pose pour le thymus surtout de la manière suivante : quelle est l'origine des lymphocytes thymiques ? proviennent-ils de l'épithélium original de l'organe, ou exclusivement des lymphocytes immigrés, ou naissent-ils primitivement au dépens du connectif qui envahit l'organe, phénomène qui se poursuit aussi plus tard ? Chez les mammifères, — chien, rat, — j'ai répondu par une négation absolue à la première de ces possibilités, j'ai confirmé l'existence de la seconde et précisé le rôle que joue la dernière.

On va voir que chez les oiseaux, au moins chez l'espèce de *Gallus* dont j'ai poursuivi le développement, il en est de même. Les auteurs nombreux qui ont étudié le développement du poulet en ont décrit les phases avec soin ; c'est d'ailleurs chez le poulet qu'a été pour la première fois constatée l'origine épithéliale du thymus (Remak). Je ne crois pourtant pas inutile de résumer en quelques mots les données organogéniques observées sur mes embryons de poulet.

Le thymus naît au dépens de la troisième et de la quatrième poche endodermiques ; une participation de l'ectoderme est exclue par la position même de l'ébauche ; c'est au stade de 6 jours et demi que se voit la formation des ébauches thymiques dont la position, — étant nettement dorsale pour la troisième poche, — ne peut pas être appelée dorsale pour la quatrième avec plus de droit que chez le chien, par exemple ; la direction primitive de sa poussée est en profondeur vers l'axe du corps ; mais elles ne subissent aucun abaissement ultérieur par rapport au pharynx et la courbure plus faible de l'embryon ne donne pas lieu à la méprise ; la lumière de l'ébauche se remplit en même temps que celle-ci se forme et l'organe conserve son aspect plein durant tous les stades ultérieurs ; au stade de 7 jours, les ébauches thymiques se sont détachées et acquièrent des relations avec la veine jugulaire qu'elles conserveront durant tout leur développement. Au stade de 8 jours, on trouve les deux ébauches ; une, plus céphalique — celle de la troisième poche — ne touche pas encore directement la veine jugulaire, mais est déjà découpée en deux grains par le passage d'un faisceau nerveux ; l'autre, celle de la quatrième poche, est déjà accolée à la partie médiane de la veine et fait même parfois saillie en son intérieur.

Au stade de neuf jours les deux ébauches commencent à s'allonger le

long de la veine ; ils sont composés de cellules franchement épithéliales, à noyau vésiculeux et à plasma dont les limites ne se voient pas aisément. Toutefois, la structure n'est pas aussi serrée que dans l'ébauche primitive ; ce qui est le plus intéressant, c'est la manière de se comporter des éléments mésodermiques des alentours ; tandis que, autour de la thyroïde ou les glandules épithéliales, le tissu indifférencié qui les entoure semble être disloqué et rompu, autour du thymus le mésenchyme est étroitement appliqué aux éléments épithéliaux du bord. Il semble que dans son évolution, l'ébauche, en grandissant, au lieu de détruire et refouler le tissu environnant, entremêle ses éléments avec celui-ci. Une demi-journée plus tard, nous voyons déjà que le mésoderme prend une part active à cette fusion d'éléments provenant de deux feuillets différents. A certains endroits des ébauches thymiques il se forme des encoches par pénétration de paquets de cellules connectives à l'intérieur du jeune organe ; on y voit des mitoses qui prouvent que ce n'est pas seulement par mouvements amiboïdes que la pénétration se fait, mais aussi par multiplication et poussée prolifératrice du mésoderme. On constate à ce moment une absence complète d'immigration des cellules lymphoïdes parfaites ; — cellules que l'on trouve pourtant en grand nombre le long de l'artère carotide qui est voisine. Mais aucune de ces cellules ne pénètre dans le thymus et ne se trouve même à proximité de celui-ci, ce qui se verrait d'une manière nette et indiscutable, car la teinte que leur donne le T-E-N est très foncée et la disposition des cellules se voit très bien, surtout sur les coupes longitudinales.

Chez le poulet de 10 jours, on voit des amitoses connectives multiples non seulement au bord de l'organe, mais également en son intérieur : le noyau est tantôt divisé en deux hémisphères, tantôt composé de deux parties allongées; ces amitoses appartiennent exclusivement au connectif, comme on s'en rend compte par l'étude des connexions des cellules auxquelles elles appartiennent. On voit souvent une cellule à aspect déjà lymphoïdique gardant son prolongement qui l'unit à une cellule connective typique. Je ferai remarquer que les granulations dont est rempli le plasma des jeunes cellules connectives, produisent souvent l'impression d'une striation transversale qui pourtant, comme on peut s'en rendre compte en employant les forts grossissements, n'a rien de commun avec la striation musculaire.

L'immigration proprement dite ne se voit que plus tardivement, chez l'embryon de 11 jours, mais alors en masse ; tellement même que j'hésite

de dire s'il ne s'agit pas, au contraire, déjà d'une émigration, car l'organe est fortement lymphoïdisé. Peu de modifications à noter de la part des cellules épithéliales ; elles se tiennent passives pendant la pénétration du connectif, et on ne voit ni englobement ni destruction quelconque. Notamment, je n'ai pas vu de stade bien caractérisé de cellules sombres, c'est ce qui s'explique peut-être par la rapidité de l'évolution chez le poulet, et le fait que la pénétration connective se fait très tôt ; l'ébauche elle-même ne possède qu'un diamètre relativement minime, ce qui exclut peut-être un « étouffement » d'une partie de ses cellules. Les premiers vaisseaux qui pénètrent l'ébauche thymique se voient déjà au stade de neuf jours et en même temps on peut suivre des filets nerveux dans l'ébauche.

On voit donc que, chez le poulet, l'épithélium n'a absolument rien à faire avec la production des lymphocytes — aucune image ne milite en faveur de cette hypothèse. La théorie de l'immigration lymphocytaire ne rencontre pas d'obstacle, car des lymphocytes existent dans la circulation générale du poulet sous une forme parfaite avant qu'il y ait des cellules analogues dans l'intérieur du thymus ; mais les images directes de la part que prend le connectif à l'édification de l'organe et à la naissance autochtone des lymphocytes permettent de considérer ce mode de lymphoïdisation comme primordial.

On pourrait par suite jeter les bases d'une nomenclature rationnelle de la genèse thymique : l'organe purement épithélial devrait être dénommé *ébauche thymique* ; dès que la pénétration du connectif donne à l'organe sa constitution double caractéristique, il mérite de porter le nom même de *thymus*. La présence de lymphocytes libres dans son intérieur ne constitue aucun stade spécial, aussi bien que nous ne changerions pas le nom ou la caractéristique de l'épithélium intestinal à cause simplement de la présence ou de l'absence de globules blancs entre ses cellules.

Si l'on veut exprimer par un terme approprié que l'organe a commencé à jouer son rôle biologique intégral, on devrait lui appliquer le nom de *glande thymique* dès l'apparition des premiers signes de sécrétion épithéliale. Le terme de *résidu thymique* serait alors employé pour désigner les îlots et lobules isolés de l'organe dont le volume a été réduit par la *régression* thymique et la *substitution* graisseuse. Nous avons déjà employé maintes fois les termes « lymphoïdique » et « délymphoïdisé » pour caractériser les deux aspects sous lequel se présente l'organe, selon le mode fonctionnel de son activité. Ces deux modes se rencontrent également chez les oiseaux : la lymphoïdisation est l'état où l'organe fonctionne comme pro-

ducteur de lymphocytes, l'état délymphoïdisé est celui où l'organe détruit les lymphocytes et produit sa sécrétion spécifique.

Chap. II. — Histophysiologie

§ 39. — Structure et modifications de la cellule épithéliale

La structure interne de la cellule épithéliale ne présente, comme nous l'avons dit, aucune particularité qui soit caractéristique pour les oiseaux. Les mitochondries s'observent soit sous la forme de grains, soit sous celle de bâtonnets et ils sont en moyenne plus petits que ceux des mammifères ; mais les modifications fonctionnelles que subit la cellule ne sont pas absolument parallèles à celles que l'on voit chez les mammifères ; notons qu'au stade d'englobement d'un lymphocyte la cellule englobée arrive à une plus grande proximité du noyau de la cellule épithéliale, ce qui fait souvent paraître, comme si celle-ci possédait deux noyaux rapprochés ; les mitochondries signalent alors la cellule englobée par le fait qu'ils l'entourent d'une véritable couronne. Quand ensuite les travées spongioplasmatiques commencent à devenir électivement colorables, on constate qu'elles sont plus épaisses que chez le chien et le rat et que les mailles régulières et d'une grande petitesse apparaissent, par suite d'un phénomène optique connu, comme des trous ronds donnant à l'ensemble un aspect d' « écumoire ».

Les grains de sécrétion qui apparaissent dans ces mailles présentent une solubilité plus grande que chez les mammifères. Chez les oiseaux, surtout chez le pigeon, on ne peut les conserver qu'en employant des fixateurs fortement osmiés ou encore l'alcool absolu (ce dernier fait prouve qu'on n'a pas affaire ici à des composés graisseux) ; avec la majorité des fixateurs aqueux, on arrive à obtenir des mailles vides de grains. Quand ils sont conservés, ils prennent avec le T-E-N une teinte grise, avec l'Altmann leur couleur est d'un rouge tirant sur le brun, ce qui les différencie nettement des mitochondries rutilantes ; même la fixation à la chaleur humide avec inclusion à la gomme-gélatine ne permet pas de conserver ces grains chez les oiseaux ; ils sont pourtant présents dans la pièce de contrôle fixée par les vapeurs d'osmium.

Les corps d'Hassal typiques sont assez rares chez les oiseaux ; ceci concerne surtout les formes volumineuses à plusieurs rangs de cellules, car les formes plus simples se rencontrent couramment ; on voit en même temps, avant que la destruction de la cellule centrale soit achevée, des

globules blancs pénétrer à l'intérieur du corps d'Hassal et achever le processus de destruction. Il en existe très souvent un grand nombre à l'intérieur de ces organites.

Les cellules bordantes des corps d'Hassal des gallinacés et colombins présentent très fréquemment des différenciations ciliés, avec la particularité que c'est le plus souvent une ou deux cellules seulement qui possèdent une brosse ou des cils, tandis que les autres en sont privées. La présence de cils coïncide alors avec la fin du processus de destruction, quand le vide central est déjà rempli de leucocytes. Les leucocytes émigrés — on a alors un cyste *vide*, partiellement cilié ; les cils ne tardent pas à se flétrir et la cavité du cyste disparaît par contraction des cellules environnantes. Grâce à l'activité des leucocytes des oiseaux, on ne voit presque jamais dans leur thymus les cavités remplies de détritus complètement amorphe.

La structure fine des cellules bordantes des corps d'Hassal des oiseaux est intéressante en dehors des formations ciliées ; celles-ci — soit brosse, soit vrais cils, — possèdent des grains basaux, parfois en double rangée et des racines ciliaires qui ne touchent pas le noyau ; j'y ai cherché vainement un centre cellulaire. D'autres cellules bordantes possèdent une structure analogue à celle des « quasimyoïdes » des mammifères — leurs grains mitochondriaux se succèdent à intervalles égaux sur des lignes parralèles, ce qui produit un aspect doublement strié ; encore d'autres cellules présentent une disposition concentrique du chondriome, ce qui peut donner lieu à une confusion avec les cellules à stries concentriques dont nous aurons encore à parler ; d'autres, enfin, offrent les caractères de la cellule sombre, mais ne se rencontrent que dans des conditions spéciales.

Une forme particulière de l'épithélium thymique des oiseaux mérite une description et une étude détaillées.

§ 40. — Etude des cellules géantes

Ce sont des agglomérations de cellules épithéliales qui forment — ou des plaques à dispositions en pavés assez régulières — ou des îlots à structure vaguement concentrique, ceci par la disposition des éléments constituants. Les limites de ces derniers ne se voient pas toujours et ce n'est que d'après les noyaux nombreux qu'on peut supposer l'existence d'une agglomération cellulaire. Ces formations présentent une ressemblance superficielle avec les cellules géantes de la tuberculose, par suite le nom de « plasmode épithélial » serait plus exact, n'évoquant aucune idée de

formation pathologique. Il n'est pas difficile de prouver, en effet, que ces formations plasmodiques, formées par la confluence des cellules épithéliales ne sont que l'expression d'un mode de leur fonctionnement physiologique ; l'aspect des noyaux qui entourent d'une couronne ou d'un fer à cheval le centre du plasmode, fait déjà soupçonner l'état physiologique des éléments auxquels ils appartiennent ; ces noyaux sont clairs et à chromatine régulièrement distribuée, mais les colorants habituels ne montrent pas grand'chose de la structure cytoplasmique des plasmodes épithéliaux ; cependant il suffit d'appliquer à ces structures le T-E-N alcalin avec différenciation au lysol-toluol pour faire ressortir au sein du plasma un réticulum dont les mailles contiennent des grains. Les cellules du plasmode sont, en effet, le plus souvent en pleine sécrétion, qui est suivie de désagrégation rapide ; elles le sont, surtout, *toutes à la fois* formant de véritables centres d'activité simultanée (fig. 26, pl. IV).

Tandis que chez les mammifères l'activité épithéliale est « successive » — cellule par cellule — chez les oiseaux toute une région d'épithélium contracté se met simultanément en activité, se transforme en masse en cellules claires et est également détruite en masse. Les mammifères représentent à ce point de vue un stade supérieur — de fonctionnement plus continu et régulier, les oiseaux semblant être sujets à des *à-coups* d'activité, avec — comme conséquence — libération périodique de quantités plus considérables de substances actives. C'est peut-être à cette particularité commune, à des degrés divers, à tous les vertébrés inférieurs que sont dues les structures intrathymiques spéciales, tels les corps concentriques, qui se rencontrent chez eux en abondance.

Revenons aux cellules géantes et décrivons les modifications que l'on peut saisir dans leur intérieur. Nous verrons que leur cycle d'évolution est homologue à celui d'une cellule épithéliale isolée.

Au sein de la plupart des cellules géantes, on voit une ou deux cellules englobées et digérées. Parfois, cet élément est représenté par un petit corps d'Hassal en destruction. C'est donc le phénomène d'englobement qui est le phénomène initial de leur formation. Leur pouvoir digestif semble pourtant être faible, car les éléments englobés persistent longtemps dans leur centre. D'autre côté, si les éléments épithéliaux entraient en sécrétion tour à tour, on obtiendrait un corps d'Hassal dont les cellules seraient détruites au fur et à mesure de leur sécrétion ; ici, tous les éléments entrent en activité en même temps et élaborent un réticulum spongioplasmatique continu rempli de grains de sécrétion. La destruction ultérieure du plas-

mode s'effectuera donc, — non pas par l'action des cellules épithéliales, — mais par celle des phagocytes, qui, aussitôt le processus achevé, entourent et pénètrent le plasmode en grand nombre.

Les mitoses que l'on rencontre parfois dans les jeunes cellules géantes montrent que ce sont des éléments en pleine vitalité ; à ceci correspond leur structure avec mitochondries distribuées — à un moment donné — sur les points nodaux du système réticulaire. On assiste également à l'élaboration des bâtonnets droits ou rameux, de Fadenkörner serrés ou en chapelets. Toutes les cellules du plasma subissent cette évolution en même temps ; les grains formés dans les mailles sont rapidement dissous et le plasmode devient alors l'homologue de la « cellule claire » isolée ; dès que cette évolution est accomplie, des globules blancs s'approchent et commencent leur travail de destruction ; ce sont surtout des cellules peu éosinophiles, qui se remplissent de grains acidophiles pendant le processus de destruction.

Les images obtenues à la fin de cette série de transformations sont d'une très grande complexité et ce n'est qu'en suivant mentalement l'évolution du plasmode que l'on peut arriver à reconstituer les éléments complexes des cavités remplies de divers restes cellulaires et de phagocytes. Remarquons, qu'au milieu de ces éléments on voit parfois des cellules concentriques absolument pareilles à celles qui sont disséminées dans le parenchyme thymique et que leur présence correspond à l'existence de quelques cellules épithéliales à structure encore reconnaissable.

Les cellules géantes appartiennent donc très certainement à l'épithélium thymique et n'en sont que des agglomérations en état d'activité simultanée.

Etudions maintenant la structure du thymus des oiseaux dans les conditions expérimentales.

§ 41. — Action de la suralimentation et de l'inanition

Il suffit de laisser un poulet de quelques jours d'âge sans nourriture pendant 12 heures pour assister à la modification typique, au début de la délymphoïdisation de son thymus ; les détails histologiques sont les mêmes que chez les mammifères : le premier est l'apparition des signes de sécrétion dans les cellules épithéliales, ensuite on assiste à une délymphoïdisation de plus en plus prononcée avec phagocytose des débris cellulaires par le réticulum connectif ; parallèlement apparaissent les formes spéciales de l'épithélium en activité, corps d'Hassal, plasmodes, enfin cystes. Si

l'inanition n'est pas brusque, mais progressive, on voit qu'après une augmentation absolue du nombre de ces formations, leur quantité baisse par suite de destruction des anciennes, malgré que de nouvelles se forment continuellement.

La suralimentation produit des effets absolument opposés à ceux produits par l'inanition. Le thymus devient très fortement lymphoïdique, l'épithélium est inactif et les formations épithéliales spéciales manquent ; le thymus possède donc, ainsi qu'on l'a montré pour plusieurs glandes à sécrétion interne, deux fonctions antagonistes : ainsi que les capsules surrénales, ainsi que l'hypophyse, le thymus réagit de deux manières différentes. Durant la suralimentation il élève le nombre des lymphocytes de l'organisme par prolifération connective ; durant l'inanition il abaisse ce nombre par l'action lytique de la sécrétion épithéliale et le mécanisme de la phagocytose connective subséquente. Le thymus des oiseaux se comporte à ce point de vue comme celui des mammifères tout en différant dans l'intensité et le *tempo* du processus ; il est donc inutile de répéter ici le détail de ces expériences qui donnent des résultats essentiellement concordants avec ceux obtenus chez les mammifères.

J'ai étudié également l'action de la suralimentation carnée. La poule, on le sait, est omnivore et s'habitue très facilement à se passer d'aliments d'origine végétale (Houssaye). Le thymus des poules carnivores se signale surtout par la congestion intense de sa surface, congestion qui d'ailleurs est un peu générale pour les organes internes ; la structure du thymus est celle d'un animal suralimenté, structure lymphoïdique avec absence de corps d'Hassal et de plasmodes, mais une très grande masse de lymphocytes. Si l'animal n'a subi le régime carné que pendant une semaine, on trouve encore beaucoup d'éosinophiles dans le thymus ; si le régime carné a été prolongé durant un mois, on ne trouve plus du tout d'éléments épithéliaux spéciaux, mais un aspect caractéristique d'organe dont tous les éléments épithéliaux et connectifs sont recouverts par un nombre immense de lymphocytes.

Ainsi que chez le rat, le régime carné équivaut à la suralimentation simple, au gavage. Ce dernier essayé chez la poule donne les mêmes résultats en ce qui concerne le thymus, aussi bien quand au lieu de viande on emploie de la mie de pain, donnée à volonté, ou quand on a recours au gavage artificiel (forcé). Notons, que chez les exemplaires, qui avant le gavage ont subi une castration partielle (« poulardes »), le thymus est également très lymphoïdique.

§ 42. — Action de substances neutres, de ferments. Le chemotaxis des lymphocytes.

Les expériences avec injection de substances neutres dans le thymus m'ayant donné des résultats positifs chez les mammifères, je les ai répétés sur des pigeons.

Exp. XXXIX. — Quatre innocents reçoivent quotidiennement 1 centimètre cube de carmin en suspension dans la liqueur physiologique, sous la peau du cou. Un meurt au troisième jour, l'aiguille ayant lésé les vaisseaux du cou et peut-être les nerfs. Les trois autres sont sacrifiés le quatrième, le sixième et le septième jour. On a noté qu'ils rendaient tous du carmin avec les excréments.

Dans le cou on retrouve une notable masse de carmin injecté, mais ce n'est que dans le thymus du pigeon ayant reçu 6 injections (7 jours de survie), que j'ai retrouvé du carmin — exclusivement dans le tissu conjonctif des travées intrathymiques et également dans le plasma des phagocytes libres de son intérieur. Les éléments épithéliaux ne contenaient pas de carmin, les lymphocytes non plus ; il est évident que la présence ou l'absence de carmin dans le thymus doit être attribué simplement à la chance avec laquelle l'aiguille de la seringue réussit à approcher plus ou moins près du thymus. Ainsi, les deux résultats négatifs permettent d'affirmer que le thymus ne joue pas ici — pas plus d'ailleurs que chez les mammifères — le rôle de ganglions lymphatiques accumulateurs de substances étrangères déposées dans leur zone d'action.

La série d'expériences sur l'action physiologique des latex, leurs divers ferments et les ferments d'origine animale a eu pour objet également le pigeon. Une des constatations histologiques de ces injections, constatation faite également sur des rats, a été la présence constante d'un grand nombre de lymphocytes — à l'exclusion presque complète d'autres globules blancs du sang — dans les environs immédiats de l'endroit de l'injection. Ceci soulève la question, si les lymphocytes n'étaient pas attirés par les produits de la protéolyse *in vivo* que produisent les injections de ferments ; la mort des animaux injectés avec les ferments devant probablement être attribuée à un empoisonnement par les protéoses arrivant en masse — sans hydrolyse intestinale et synthèse spécifique préalable — dans la circulation générale ; on pourrait se demander si les lymphocytes ne subissaient par un chémotaxis de la part des produits de la protéolyse. J'ai cherché à résoudre cette question du chémotaxis des lym-

phocytes, ce qui nous permettrait de mieux concevoir la présence de cette cellule dans les annexes de l'épithélium digestif.

Exp. XL. — On plume le cou d'un pigeon, ouvre la peau par une incision profonde et introduit entre les muscles et le derme une lamelle ronde enduite d'un peu de Liebig. Quelques bouts de papier à cigarette imbibés d'une solution de peptone de Witte sont également introduits de l'autre côté de l'incision. Au bout de deux heures, on rouvre la plaie, fait des frottis avec le papier à cigarette et fixe la lamelle par des vapeurs d'osmium ; les lamelles au Liebig m'ont donné une proportion de 70 p. 100 de lymphocytes, les 30 autres p. 100 étant composés de polynucléaires neutrophiles ; les frottis de papier à la peptone présentaient également une proportion élevée (plus de trois quarts) de lymphocytes ; mais le dénombrement exact était gêné par la présence de multiples hématies dégénérées à protoplasma très peu colorable et dont le noyau ne se laissait distinguer que difficilement de celui des lymphocytes (hémolyse produite par la peptone ?)

Néanmoins, ces résultats étant les mêmes à plusieurs reprises et confirmant les constatations histologiques faites sur les pièces prélevées aux endroits d'injection de ferments aux oiseaux, peuvent être, avec droit, interprétés dans le sens de l'existence d'une action chémotactique des produits de protéolyse sur les lymphocytes ; la présence des lymphocytes dans les annexes du tube digestif (follicules clos, plaque de Peyer) trouverait alors une explication chimico-mécanique, explication qui concorde assez bien avec ce que Ehrlich avait remarqué sur l'attraction que produit la destruction d'un épithélium sur certains leucocytes.

Ne pourrait-on pas tirer profit de cette explication pour essayer de concevoir le mécanisme de la délymphoïdisation de l'organisme par le thymus pendant l'inanition, en ce qui concerne l'afflux de lymphocytes destinés à être détruits ; si la présence des produits de protéolyse (nucléolyse) exerce une action chémotactique positive sur les lymphocytes, un cycle biologique serait constitué dans le thymus par le fait que la destruction amorcée des lymphocytes, déjà contenus dans l'organe attirerait par ses produits mêmes de nouveaux éléments du même ordre qui subiraient la destruction à leur tour. Pareillement, concevrait-on l'immigration qui, nous l'avons vu, ne constitue qu'un élément tardif de la lymphoïdisation thymique ; cet organe dérivé de l'endoderme digestif à sécrétion protéolytique, souvent latente, mais jamais absolument tarie, — car même chez l'embryon, on trouve de temps en temps des cellules épithéliales présen-

tant des signes de quelque activité (englobement) — constitue le seul endroit à l'intérieur de l'organisme, hormis les annexes du tube digestif proprement dit, où sont réalisées les prémisses qui correspondent aux conditions exposées du chémotaxis positif des lymphocytes.

En revenant aux oiseaux injectés avec les ferments, notons que l'organe présentait ici un aspect profondément congestionné et offrait de nombreux homologues des corps d'Hassal et des plasmodes. Je ne sais pas s'il faut attribuer ceci à l'action propre des ferments en injections sous-cutanées, à celle de l'empoisonnement protéosique, ou plus simplement à l'état de fièvre et — par suite — à l'état d'inanition progressive dans lequel se trouvaient les animaux injectés.

CHAP. III. — **Morphologie et histologie comparée**

§ 43. — LE THYMUS DES GRIMPEURS ET PASSEREAUX

Le nombre d'exemplaires de chaque espèce d'oiseaux étudiés au point de vue de la morphologie et de l'histologie, — hors les Gallinacés et les Colombins, — n'était pas assez grand pour me mettre complètement à l'abri des variations individuelles dans la position et structure du thymus. Néanmoins, les quelques données qui seront exposées pourront servir à établir surtout la diversité de l'emplacement anatomique du thymus chez les oiseaux, diversités qui correspondent probablement à des origines embryologiques différentes, comme ceci a été établi pour le Moineau et le Canard par HELGESSON et HAMILTON.

Un extrême à ce point de vue est représenté par le Merle (Turdus merula) chez qui le thymus tout entier est disposé très haut dans le cou sous le maxillaire inférieur, presque à la place que l'organe occupe, comme nous le verrons, chez les lézards. La structure histologique est normale et chez les oiseaux tués en automne le thymus est fortement lymphoïdique.

Un peu plus bas que chez le Merle est placé le thymus du Pivert (Picus viridis) : sur la veine jugulaire, immédiatement sous la grande glande à mucus on trouve deux à trois grains thymiques agglomérés, assez volumineux. Une coupe permet de reconnaître l'inclusion d'un petit corps à structure épithéliale dans un des lobes thymiques lymphoïdisés.

Chez le Grand et le Petit Piquebois (Picus major et minor) le thymus est divisé en deux parties, dont une est disposée dans le tiers supérieur du cou. Ensuite un espace est libre de grains thymiques et le reste du

thymus est placé assez bas à la naissance même du cou. Un exemplaire de Petit Piquebois m'a montré des corps d'Hassal assez bien développés ; le même possédait des pseudomyoïdes concentriques en assez grand nombre.

Le thymus de l'Etourneau et du Chardonneret (Sturnus vulgaris et Carduelis elegans) se rapproche par ses dispositions de ceux que nous avons observés chez les oiseaux domestiques : c'est tout le long du cou que sont disséminés les grains thymiques aplatis et dont la structure histologique est l'habituelle.

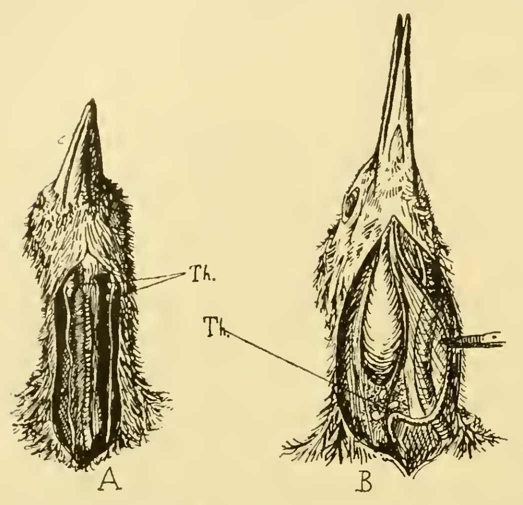


FIG. XXIV. Disposition du thymus chez : A. — le Merle ; B. — le Pivert. Th. thymus. 1/2 gr. nat.

Les Geais (Garrulus glandarius) présentent déjà une tendance vers l'abaissement du thymus. La partie inférieure du cou seule est occupée par les lobules de l'organe ; pourtant chez quelques exemplaires on voit un ou deux grains dans le milieu du cou. Les pseudomyoïdes sont parfois bien représentés, et, chez un individu, on trouva des myoïdes vrais dans un grain disposé près du thorax.

Chez tous les petits passeraux étudiés (Rouge-gorge : Rubecula familiaris ; Roitelet : Regulus cristatus ; Mésange bleue : Parus cœruleus ; Moineau : Passer domesticus et Alouette : Alauda arvensis) la distribution des grains thymiques est essentiellement variable selon l'individu et, probablement, l'âge. Les grains sont tantôt disséminés tout le long des formations cervicales, tantôt s'agglomèrent en groupes ou forment même un ruban continu (Rouge-gorge). Le volume, proportionnel à la grandeur générale de l'oiseau, est minime et la structure histologique est simple : la lobulisation peu prononcée et l'organe en général très lymphoïdique (automne).

L'oiseau, dont le thymus tout entier était disposé le plus bas, semble être la Chouette (Strix flammea). Le seul exemplaire que j'ai pu étudier de près possédait un organe assez volumineux, mais presque enfoncé dans le thorax ; aucun autre grain thymique n'était visible dans le cou.

Nous pouvons conclure de cette énumération rapide à l'absence d'une règle fixe déterminant l'emplacement anatomique exact du thymus dans la classe des oiseaux. Si chez les mammifères une seule ébauche provenant de la troisième poche peut donner lieu à la formation de thymus tantôt cervicaux tantôt thoraciques, ou même des deux à la fois, sans parler de la possibilité évoquée par certains auteurs de l'existence d'une ébauche provenant de la quatrième poche — chez les oiseaux deux et peut-être trois ébauches de chaque côté donnent lieu à la formation de thymus anatomiquement très divers. Ceci n'implique en rien l'absence de homologie entre le thymus des mammifères et celui des oiseaux, car, comme nous verrons ensuite, cette homologie ne peut pas être basée sur une provenance de telle ou autre poche, puisque l'organe n'est pas du tout primitivement branchiomère.

§ 44. — La régression thymique chez les oiseaux

Les oiseaux adultes et surtout les oiseaux âgés possèdent un thymus nettement réduit ; il existe à ce point de vue des différences entre les oiseaux domestiques et les oiseaux en liberté ; chez les premiers, c'est surtout la substitution graisseuse qui transforme l'aspect de l'organe ; chez les derniers, les lobules de l'organe sont entourés de tissu conjonctif à fibrilles qui le sépare en grains isolés ; cette différence est due au fait que les oiseaux domestiques ne subissent pendant leur vie aucune inanition appréciable ; les oiseaux en liberté, au contraire, sont sujets à des jeûnes périodiques qui correspondent aux époques des migrations ; ainsi, l'épuisement du fonds thymique se fait régulièrement et périodiquement chez les oiseaux en liberté, et sous ce point de vue, il faut considérer l'absence ou la présence des corps d'Hassal ou homologues, ainsi que de leurs restes (cystes, cavités à détritus et à phagocytes) comme des *témoins* d'inanition subie.

Dans tous les cas, on peut constater que la régression thymique est un fait aussi général chez les oiseaux que chez les mammifères et que, si ce n'est pas par épuisement du fonds thymique, épuisement fonctionnel, alors c'est par transformation en cellules foncées que l'épithélium thymique subit une réduction telle, que chez certains animaux on n'en trouve que des traces. Si l'on inanitie un oiseau âgé, l'activité épithéliale que l'on constate dans son thymus est relativement faible ; il est probable que dans ces cas d'autres organes remplacent dans son rôle fonctionnel

le thymus, à moins que le besoin qu'a l'organisme à activer le métabolisme de ses réserves soit beaucoup plus réduit à l'état de vieillesse qu'à l'état infantile. Une reviviscence du thymus peut être produite même chez les oiseaux âgés par la suralimentation, mais la multiplication de l'épithélium est extrêmement rare. C'est un fait général chez les animaux âgés que le nombre de corps d'Hassal et autres formations épithéliales est de beaucoup moindre dans leur thymus, par comparaison avec les animaux jeunes dans les mêmes conditions ; ceci se voit surtout chez les oiseaux et peut-être expliqué par la même notion de l'épuisement du fonds thymique épithélial.

B. REPTILES

Chap. I. — Morphologie générale du thymus des reptiles

§ 44. — Anatomie

La structure du thymus offre tant de ressemblance chez les représentants des trois ordres étudiés par moi que je me crois autorisé de réunir dans une commune description le thymus des Sauriens, des Chéloniens et des Ophidiens.

L'emplacement anatomique varie pourtant : tandis que chez les serpents l'organe est disposé à proximité et au-dessus du cœur, il est au contraire placé très haut dans le cou chez les lézards et les caméléons. Le thymus des tortues occupe une place intermédiaire — à l'embranchement de la carotide avec la sous-clavière, et je ne m'explique pas autrement que par une confusion avec des parties lymphoïdisées de la thyroïde, l'indication qu'on trouve chez certains auteurs concernant son emplacement près du cœur.

Les deux ou quatre lobes du thymus du serpent sont parfois confluents sur la ligne médiane du corps, tandis que les thymus des sauriens et chéloniens sont pairs et symétriquement latéraux ; encore moins que chez les oiseaux, on peut parler ici d'une capsule thymique différenciée ; pourtant, chez plusieurs espèces de lézards (Uromastix, Agame, Scinque) il existe une formation analogue — la « logette thymique » : le tissu conjonctif environnant qui n'appartient pas en propre à l'organe — puisqu'on peut enlever celui-ci sans léser la logette — ce tissu subit une modification spéciale. En tapissant la cavité destinée à loger le thymus,

il s'enrichit en chromatophores et constitue autour de l'organe une gaine extérieure résistante et fortement pigmentée. La dissection ordinaire ne met pas bien en évidence la logette thymique, car pour arriver sur le thymus on est obligé d'en détruire les parois, mais il suffit de pratiquer chez les lézards nommés une section à travers le cou à l'endroit où se trouve le thymus (en arrière de l'oreille) : la surface de la section permettra de voir le thymus disposé dans une logette spéciale ; d'ailleurs, les coupes microscopiques laissent aussi voir cette logette, mais sans permettre, comme cela se conçoit, d'affirmer son individualité morphologique ; il est évident que la capsule thymique et la logette ne sont pas homologues, puisque la première est une différenciation du tissu conjonctif propre de l'organe, tandis que la logette n'est qu'une formation étrangère représentant les parois de la cavité où est logé l'organe. Le fait que la pigmentation des environs du thymus est très accentuée aurait pu faire croire que le rôle de celle-ci consiste dans la protection de l'organe, disposé près de la superficie du corps chez les lézards, contre la lumière solaire, qui pourrait par analogie avec les radiations X ou β léser la population lymphocytaire du thymus. Mais cette hypothèse est battue en brèche par le fait que la pigmentation des environs du thymus se retrouve chez les reptiles à organe disposé profondément à l'intérieur du corps (et même — chez les poissons).

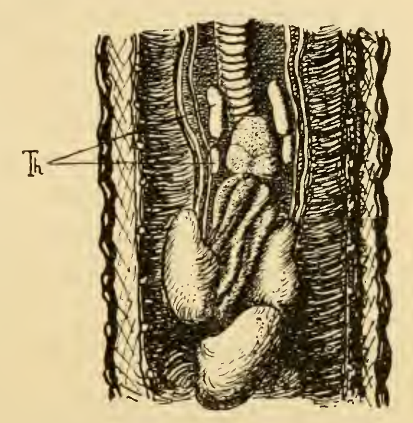


Fig. XXV. Disposition du thymus chez la Vipère à cornes (*Cerastes corn.*). Th. — thymus, à côté de la thyroïde et des gros vaisseaux. 1/2 gr. nat.

Le thymus des reptiles est rarement divisé en lobes et lobules ; quand cette division existe, elle est incomplète ; les travées ne font qu'entailler l'organe, rappelant en ceci les stades embryonnaires du thymus des mammifères ; beaucoup plus souvent, on voit l'organe constitué par des grains isolés, mais en nombre limité, quatre de chaque côté au plus. Ceci à une remarquable exception près : chez le Psammodrome on voit le thymus (ou « les » thymus) se poursuivre sur presque toute la longueur du cou par un véritable chapelet de 6 à 7 grains de chaque côté, complètement isolés, sauf un tractus conjonctif qui les unit l'un à l'autre. Ces lézards dont l'étude embryologique serait à faire, présentent donc un véritable

thymus d'oiseau et ceci régulièrement sur tous les exemplaires disséqués. Chez les serpents, surtout chez les Cerastes, on trouve dans la bonne saison, été et automne, une très grande quantité de graisse autour du thymus. La quantité de graisse ou de tissu aérifère la remplaçant est moindre, toutes proportions gardées, chez les sauriens et les chéloniens. Il est évident que, de même que pour le thymus cervical et thoracique des mammifères, l'emplacement anatomique de l'organe — par la présence de masses musculaires mobiles à proximité — joue un rôle dans le plus grand ou le moindre développement de la graisse périthymique.

Je donnerai ici en quelques mots la description des particularités anatomiques du thymus chez les espèces étudiées.

Chez le Caméléon vulgaire, ainsi que le faisait prévoir sa qualité de saurien, le thymus possède une position analogue à celle qu'il occupe chez ces derniers. C'est très haut dans le cou, derrière la mâchoire inférieure, que l'on découvre en suivant la veine jugulaire de bas en haut, des petits corps blanchâtres, en lentille, disposés latéralement sur le paquet nervoso-vasculaire de chaque côté du cou. Les thymus ne sont que deux et je n'ai pas rencontré, ni chez les exemplaires tout jeunes, ni chez les adultes, de thymus en plus grand nombre. Mais l'organe peut être découpé en lobules microscopiques qui correspondent peut-être à plusieurs thymus d'origines différentes. La grandeur du thymus varie beaucoup, comme le prouvent les chiffres suivants :

	THYMUS EN MM. Longueur	Largeur
Jeune Caméléon de 40 mm. de long	1,5	1
» » » 55 » » »	2	1,25
Caméléon adulte ♂ 150 » » »	2	1
» » ♂ 120 » » »	1,5	1
» » ♀ 125 » » »	3	2
» » ♀ 115 » » »	2,5	2

(Tous les exemplaires ont été pris à l'automne.)

Chez trois exemplaires ayant supporté le voyage de Bou-Sâada-Colomb-Béchar-Marseille, le thymus était fondu jusqu'à constituer un grain minime présentant la structure typique d'un thymus de reptile délymphoïdisé.

Le thymus des Uromastix, Agames et Acanthodactyles présente la disposition caractéristique des lézards ; c'est sur la veine jugulaire que l'on trouve le thymus, recouvert en partie par les os hyoïdes et touchant latéralement le nerf vague ; pour trouver l'organe, le meilleur est d'inciser

le cou immédiatement derrière l'oreille, de débrider le tissu conjonctif et de se guider sur la veine. On trouve le plus souvent un seul thymus de chaque côté ; il peut être composé plus ou moins nettement de deux grains qui se suivent dans le sens de la longueur de l'animal. Je ferai remarquer que la thymectomie est aléatoire même chez ces gros lézards : on n'est jamais certain d'enlever tout l'organe, car parfois il existe, comme le montrent les coupes, encore un grain thymique très près de l'oreille. Il faut craindre aussi les lésions du vague ou de l'hypoglosse qu'il est difficile d'éviter et la perte de sang très abondante qui a lieu dès qu'on enlève l'organe et devant laquelle on est impuissant. Nous reviendrons d'ailleurs plus bas sur la thymectomie en général. (§ 59).

Le thymus du Scinque se comporte comme le thymus des autres lézards : il est composé de deux grains assez distincts, parfois séparés complètement l'un de l'autre, et entourés chacun du tissu pigmenté de leur logette. Le thymus le plus intéressant est celui du Psammodrome de Tunisie, divisé, comme nous l'avons dit, en un chapelet de grains et dont la figure XXVI donne une idée.

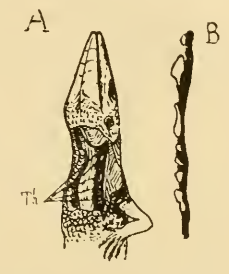


FIG. XXVI. Disposition du thymus en chapelet chez le *Psammodrome*. B — le chapelet × 4.

La disposition du thymus chez les diverses espèces de tortues étudiées variait peu ; il est également entouré de tissu pigmenté et parfois de graisse.

Chez les serpents, les éléments de variabilité anatomique du thymus consistent surtout dans la confluence plus ou moins prononcée des grains thymiques. La disposition typique présente deux grands lobes au-dessus et de chaque côté des gros vaisseaux, presque immédiatement près du cœur et de la glande tyroïde, lobes qui peuvent être surmontés par deux grains plus ou moins rapprochés. Chez les *Cœlopeltis,* le thymus est composé par des grains confluents, qui, quand ils sont entourés de graisse, simulent un organe indivis et presque médian.

§ 46. — Vaisseaux, lymphatiques, nerfs

L'injection vasculaire des reptiles ne m'a donné des résultats appréciables en ce qui concerne le thymus que chez la tortue. Chez les lézards et les serpents elle ne remplit pas bien les vaisseaux de l'organe, et je me contenterai de décrire les résultats de l'injection chez la tortue

en donnant pour les lézards et les serpents les observations faites sur coupe d'organes ligaturés.

Le thymus des tortues est fourni par deux vaisseaux artériels qui s'épanouissent dans son centre en envoyant des capillaires à la périphérie (fig. XXVII); ceux-ci se jettent dans les veines qui l'entourent, mais qui passent également dans son parenchyme. Il est à remarquer que ce sont bien les vaisseaux qui constituent l'élément le plus instable du thymus des reptiles; parfois on réussit à obtenir un réseau dense de vascularisation; parfois, au contraire — notamment dans l'organe lymphoïdisé — celui-ci est très pauvre.



FIG. XXVII. Thymus de *Clemmys leprosa*, injection vasculaire. Obj. C Oc. 2.

De même, chez le lézard, un thymus ligaturé à l'état lymphoïdique montre des vaisseaux fins à parois très peu visibles et avec quelques hématies de place en place. Au contraire, malgré son volume diminué, l'organe délymphoïdisé possède de nombreux vaisseaux largement béants bourrés d'hématies et à parois épaissies. Nous revoyons ici ce que nous avons déjà constaté chez les vertébrés supérieurs : c'est le thymus normal qui possède des vaisseaux rares et étroits et le thymus « involué » qui a une vascularisation prononcée, un afflux sanguin puissant. Etrange organe dont la prétendue déchéance se manifeste par un phénomène de pléthore !

Il y a peu à dire sur le système lymphatique de notre organe chez les reptiles. Comme chez les oiseaux, le thymus se remplit entièrement par l'injection portée dans ses environs immédiats ou dans son intérieur; il existe un sinus lymphatique périthymique entre l'organe proprement dit et sa logette, avec un système de sorties lymphatiques qui s'y abouchent. Le thymus est encore ici par lui-même un vaste sinus lymphatique.

Pour les nerfs du thymus des lézards, c'est l'Agame qui m'a fourni les meilleures préparations. Ils se colorent ici bien par le Bleu de Méthylène en montrant le réseau superficiel, mais je n'ai pas pu voir d'arborisations internes, ni par cette méthode, ni par la méthode de Golgi. L'or ne m'a pas donné, non plus, qu'une faible coloration de nerfs superficiels.

Chap. II. — Les éléments constitutifs

§ 47. — Aspect et relations des éléments constitutifs

Nous retrouvons les mêmes éléments dans le thymus des reptiles : lymphocytes, épithélium, connectif. J'insiste sur le fait que le thymus reptilien présente les plus étroites analogies avec celui des oiseaux : c'est la même tendance à l'envahissement connectif, qui isole les éléments épithéliaux en îlots ; la même simultanéité d'activité chez plusieurs éléments épithéliaux à la fois. Les corps d'Hassal sont détruits avant d'avoir pu constituer des organites volumineux et multicellulaires. La phagocytose due à l'invasion leucocytaire offre les mêmes caractères d'intensité et de précocité que chez les oiseaux ; de même trouve-t-on souvent des cellules géantes à disposition plus ou moins cyclique.

Nous ne nous arrêtons pas à la description des lymphocytes du thymus — ce sont les mêmes cellules que l'on trouve dans le sang des reptiles, et leur plasma, très apparent avec une bonne fixation et un bon objectif, porte les granulations caractéristiques. Il est regrettable que certains auteurs, travaillant il est vrai avec des fixateurs très peu appropriés — tel que le Bouin — aient pu dessiner les lymphocytes thymiques comme des « noyaux libres ».

Il est plus difficile d'étudier la structure fine des cellules épithéliales tant à cause de la mauvaise colorabilité de leurs différenciations plasmatiques qu'à cause de la petitesse des éléments du chondriome ; ceux-ci au repos sont composés de grains fins et de très courts bâtonnets parfois disposés bout à bout ; on ne voit pas de formes ondulées même dans les cellules en activité; par contre, on y observe des Fadenkörner assez bien distincts (fig. 7, pl. III). Les images de sécrétion se voient bien sous condition de bonne fixation ; aussi bien chez la tortue que chez les serpents les grains de sécrétion sont facilement solubles dans les fixateurs acides ; chez le lézard ils offrent plus de résistance et on voit souvent dans les frottis, fixés simplement à l'alcool absolu, de bonnes images des cellules épithéliales réticulaires et remplies de grains (fig. 25, pl. IV).

Quelques auteurs, qui ont étudié le thymus des reptiles, nient l'existence d'un composé épithélial de l'organe ; pour eux la trame totale serait connective et simulerait l'aspect épithélial. Il est évident qu'en restant sur le terrain morphologique on ne peut que constater l'existence des deux types cellulaires sessiles, sans pouvoir décider catégoriquement

de leur nature. Mais cette existence de deux formes différentes est hors de doute : il suffit de colorer une coupe avec un mélange polychrome simultané pour voir nettement qu'à côté d'éléments à plasma plus fortement acidophile il en existe d'autres presque neutrophiles; les premiers présentent des différenciations plasmiques fibrillaires, les seconds — des différenciations réticulaires. Le noyau des premiers est fusiforme, quand il est disposé dans le sens de la longueur dans la coupe ; il est au contraire ordinairement rond en section transversale et son abondance en chromatine permet de le reconnaître, quel que soit son contour. Le noyau des seconds est clair, vésiculeux et de forme irrégulière, sans aucune tendance à l'allongement ; quelques grains chromatiques peu nombreux — jamais périphériques — le caractérisent à l'œil le moins expérimenté. Tout le port général de ces deux types cellulaires les distingue : les uns sont sans limites bien nettes, confluents, à prolongements larges et syncytiaux — les autres sont du même type réticulaire que l'on rencontre, par exemple, dans la rate des reptiles. Enfin, même la tendance à l'agglomération dans le thymus des reptiles adultes devrait permettre de reconnaître l'épithélium thymique, tel que nous l'avons rencontré chez d'autres vertébrés et qui est suffisamment identifié au point de vue morphologique par sa structure fine, son chondriome et sa sécrétion. Sa quantité diminue avec l'âge des animaux, comme nous verrons, mais même chez les lézards les plus gros (= les plus âgés) les îlots épithéliaux sont présents, bien qu'en petit nombre.

Le réticulum connectif est considérablement développé, non seulement à la périphérie du thymus, mais d'emblée dans toute son épaisseur, ainsi, d'ailleurs, que chez les oiseaux. Ses cellules, ses noyaux conservent le type connectif habituel, aisément reconnaissable. La seule modification que l'on rencontre chez le jeune et aux périodes de lymphoïdisation a rapport avec cette dernière : il s'agit de divisions (amitotiques en partie) qui font naître au dépens de ce réticulum leucopoïétique de nouveaux lymphocytes. On voit bien ces images dans le thymus des Gecko et celui des Uromastix.

Nous avons déjà dit que les vaisseaux du thymus des reptiles se signalent par leur variabilité : leur réplétion varie avec le mode de nutrition de l'animal et avec la saison. Mais on n'assiste que rarement à la vraie destruction d'un vaisseau et encore il s'agit alors d'un fin capillaire, qu'entourent des cellules du syncytium épithélial. On voit celui-ci entrer en sécrétion simultanément, après s'être disposé en rangs concentriques,

phénomène analogue à la formation d'une cellule géante chez les oiseaux ; seulement ici les limites cellulaires restent mieux visibles. Aucune destruction de vaisseaux de calibre plus important n'a lieu. Quand arrive une période de lymphoïdisation on voit les vaisseaux thymiques se contracter et ne plus contenir un aussi grand nombre de cellules sanguines qu'auparavant ; leurs parois se rapprochent et la lumière vasculaire disparaît. Toutefois avec un bon objectif on voit, même dans les thymus très lymphoïdisés, que cette sorte de travées apparentes est creuse à l'intérieur et que même par place il y subsiste en témoins quelques globules rouges aplatis. C'est une simple expression d'une vaso constriction permanente, peut-être même déterminée par l'action mécanique de la foule lymphocytaire. Le vaisseau contracté restera en cet état jusqu'à la prochaine période de délymphoïdisation et d'activité sécrétoire du thymus, quand l'afflux sanguin pourra trouver des voies toutes prêtes. S'il y a à ce moment une vasoformation nouvelle, elle ne concerne que quelques capillaires, mais même ceci est douteux pour l'organe délymphoïdisé d'adulte, tellement rares sont les mitoses ou autres formes de division cellulaire à la période correspondante.

Le mode de formation des corps d'Hassal, des cystes ciliés ou non, est le même chez les reptiles que chez les autres vertébrés étudiés : je n'ai vu aucune image qui puisse faire douter ici du caractère épithélial de ces formations. Quelques mots seulement en ce qui concerne leur fréquence.

J'ai pu étudier des Gecko en toute saison, car en Provence on les trouve parfois même en plein hiver. Les Gecko — insectivores — commençaient leur inanition annuelle au moment où la faune entomologique diminuait avec la fin de l'été ; ils reconstituaient leurs réserves dès le mois de mars. Aussi le maximum des corps d'Hassal dans le thymus tombait-il sur les mois de la fin de l'été — (août-septembre) ; au début de l'hiver, le nombre des corps d'Hassal était sensiblement diminué (novembre), mais la quantité de formation cystique était alors à son apogée ; en hiver, la formation, mais aussi la destruction des corps d'Hassal continuait et était encore manifeste au commencement du printemps, bien que des signes de lymphoïdisation faisaient alors leur première apparition. La belle saison apportait des Gecko au thymus fortement lymphoïdique et à l'épithélium en repos, sans trace de corps d'Hassal ; s'il subsistait quelques cystes, ils étaient en voie de comblement.

On voit que les relations entre les corps d'Hassal et l'inanition sont indirectes chez ces animaux : la destruction par l'inanition plus pro-

longée fait diminuer leur nombre primitivement élevé. Ensuite la formation et la destruction vont de pair jusqu'au moment de la nouvelle lymphoïdisation. Je ferai remarquer que ces données concernent les corps d'Hassal vrais, homologues à ceux des vertébrés supérieurs et non les formations concentriques dont nous reparlerons tout à l'heure.

§ 48. — Genèse et multiplication des éléments thymiques

Je n'ai pas pu me procurer de jeunes embryons de reptiles ; des œufs que je devais à l'obligeance de M. le Dr Seurat n'ont pas dû, malgré les soins dont on les entourait, trouver les conditions propices au développement. Je commencerai donc la description par de jeunes Geckos qui, à la sortie de l'œuf, mesurent près de 20 mm. de longueur. Le thymus est évidemment déjà lymphoïdisé, mais l'observateur le plus incrédule ne peut douter du caractère épithélial de la majorité des cellules de la trame. On ne voit encore ni corps d'Hassal ni formation atypiques quelconques, mais bien quelques englobements épithéliaux ; une coupe transversale du thymus de Gecko à ce moment présente absolument le même aspect qu'une coupe analogue provenant d'un poulet à l'éclosion ; des formations connectives sont pourtant présentes et développées à la périphérie ; quelques travées pénètrent jusqu'au centre de l'organe.

Un Gecko un peu plus grand (25 mm.) nous permet de saisir les modifications caractéristiques de l'organe. Les images d'englobement épithélial sont plus nombreuses et les premières images de sécrétion apparaissent. Dans tout l'organe coupé en séries je ne trouve que deux corps d'Hassal composés de deux et de trois cellules, mais ces corps d'Hassal présentent de l'intérêt en ce que leur origine épithéliale est certaine — aucun élément connectif ne se trouve à proximité. Pourtant ces derniers continuent à se développer et continuent également à donner naissance, ainsi que l'on peut s'en rendre compte aisément, à des lymphocytes.

Un Gecko du stade suivant (de 30 mm.) n'a été tué que trois jours après sa prise, donc était inanitié. Les corps d'Hassal de cet exemplaire sont beaucoup plus accusés que chez les autres de même dimension et c'est dans ce thymus que l'on rencontre les premiers myoïdes (formes à striation concentrique) ; normalement ils apparaissent beaucoup plus tard, pas avant que le Gecko ait près de 45 mm. — ou plutôt pas avant la fin de l'été, car c'est à ce moment, que l'on trouve le Gecko de 4 à 5 cm. de longueur. Les cellules à striation concentrique se laissent assez facile-

lement identifier dans le jeune thymus inanitié. Sans hésitation possible on est obligé de leur attribuer une nature connective par suite de relations nettes et indiscutables avec les travées conjonctives de l'organe. En même temps on constate des images de sécrétion épithéliale et un arrêt dans la formation autochtone des lymphocytes. On ne peut se défendre contre l'impression que ces corps concentriques représentent des lymphoïdes avortés, tant leur relation avec le connectif se laisse comparer avec ceux des jeunes lymphocytes. Mais je n'insiste pas, en réservant la question des myoïdes en entier pour le paragraphe suivant.

Au stade de 35 à 40 mm. le thymus lymphoïdique du jeune est complètement constitué et toute l'évolution ultérieure ne lui apportera que des traits d' « involution ». L'épithélium de l'organe est encore tout entier présent, à quelques cellules accidentellement sécrétrices près. Cet épithélium ne montre presque pas de mitoses et, tant de thymus de Gecko qu'on ait l'occasion d'étudier, on ne verra que rarement des mitoses épithéliales. On conçoit que ceci avait pu conduire les observateurs à nier l'existence de l'épithélium thymique chez les reptiles : mais voit-on donc si souvent des mitoses épithéliales dans les thymus des mammifères — et, je pourrai ajouter, — dans les épithéliums glandulaires en général ?

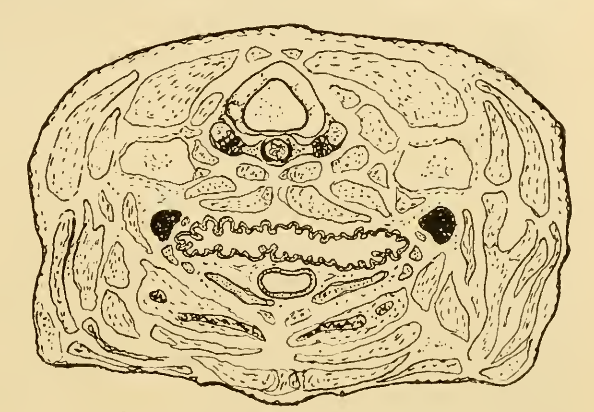


Fig. XXVIII. Coupe transversale du cou d'un Gecko de 25 mm. au niveau du thymus. Obj. a_3, Oc. 2.

On remarque au stade d'automne (45-50 mm.) les premières manifestations de l'activité physiologique périodique. Je veux noter ici que ces images de sécrétion dans le thymus présentent beaucoup d'analogie avec les images que l'on rencontre dans les corps épithéliaux voisins : l'épithélium de ces derniers offre également une structure réticulaire et l'on y constate souvent la présence de grains dont les affinités sont comparables à ceux de l'épithélium thymique ; ceci nous apporte un argument de plus au profit de l'interprétation sécrétoire de la fonction de ce dernier.

La question du mode d'activité physiologique de l'épithélium thymique — holocrine et sujet à destruction, sans renouvellement presque —

ne peut-être tirée au clair que par un calcul concernant le nombre de ces éléments à divers stades. J'ai essayé de faire ce calcul, évidemment très approximatif, en me basant sur le dénombrement des éléments dans les coupes en série.

Chez le Gecko dans la première année de sa vie, le nombre des cellules indubitablement épithéliales du thymus est de 50 en moyenne dans une coupes de 1/300e de mm. d'épaisseur. Une soixantaine de ces coupes est nécessaire pour mettre tout le thymus en série : ceci nous fait près de 3.000 cellules épithéliales dans l'organe. Chez le jeune animal hibernant le nombre des cellules en sécrétion dépasse rarement une à deux par coupe ; l'organe étant diminué, 40 coupes transversales sont suffisantes pour épuiser sa longueur, ceci donne de 40 à 80 cellules sécernantes à un moment donné.

L'organe à la fin de l'hiver ne possède que près de 40 cellules épithéliales par coupe et est épuisé en 30 coupes, ce qui fait 1.200 cellules restantes. Donc la diminution comporte près de 1.800 cellules pour une période de 4 mois, ce qui correspond une quinzaine de cellules en sécrétion, en moyenne, par jour. Ceci représente un processus même trop rapide pour un animal poïkilotherme, une période d'hibernation et un organe si peu volumineux. Ajoutons que le processus de sécrétion doit être lent, puisque, comme nous l'avons vu tout à l'heure, on voit à un moment donné 40 à 80 cellules en travail sécrétoire, ce qui représente la somme de plusieurs jours.

Les 1.200 cellules restantes devront doubler au bout de 8 mois, car c'est près de 2.400 cellules épithéliales que l'on trouve chez le Gecko à la fin de l'été de la deuxième année de sa vie (50 coupes à 50 cellules épithéliales). Ceci est compatible avec le petit nombre de mitoses épithéliales que l'on rencontre dans l'organe d'été, car celles-ci se distribuent alors sur 240 jours de la bonne saison (ce qui fait pour 1.200 cellules 5 mitoses par jour pour tout l'organe).

On voit que la première année de sa vie coûte au Gecko presque la moitié de son épithélium thymique et qu'au début de l'année suivante son épithélium thymique total est diminué — malgré la régénération — d'un cinquième (3.000 : 2.400). Si la diminution suit cette même marche tous les ans, le fonds thymique de Gecko serait épuisé au bout de 5 ans. Notons que ceci dépasse la durée moyenne de la vie de ce saurien, au moins en terrarium. Il serait intéressant de pouvoir établir une statistique analogue — et plus précise — sur le thymus des reptiles dont la longévité

est connue, telles les tortues grecques, qui vivent près de vingt ans. Il est vrai que le volume de l'organe est ici beaucoup plus grand.

Nous passerons maintenant à l'étude des formations myoïdes du thymus ; leur abondance et la netteté de leurs relations chez les reptiles fait de ces derniers un vrai objet de choix à ce point de vue.

§ 49. — Etude des myoides

Tandis que, en ce qui concerne les corps d'Hassal vrais, la majorité des thymologistes est arrivée à peu près à une opinion uniforme en leur attribuant un caractère épithélial — et moi-même je viens d'apporter à cette vue une série d'arguments positifs tirés de leur structure fine et des réactions de leur contenu, — la question des cellules myoïdes reste jusqu'ici relativement obscure.

Que comprend-on sous ce nom de cellules myoïdes ? La réponse même à cette question élémentaire n'est pas facile ; primitivement on a appelé ainsi des images de fibres allongées que l'on rencontre parfois dans le thymus des vertébrés inférieurs et qui présentent une similitude frappante avec les fibres contractiles doublement striés (Leidig). En 1888, S. Mayer a « élargi » la question en attirant l'attention sur le fait que, dans les formations globulaires que l'on appelait aussi « corps d'Hassal unicellulaires », on peut distinguer également une double striation, qui les rapproche des images de la première catégorie. Enfin, plusieurs chercheurs (v. Historique) ont signalé des formes intermédiaires à structure myoïde plus ou moins prononcée, aussi bien dans le thymus des vertébrés inférieurs que dans celui des mammifères. Dernièrement, Wassjutotschkine a même constaté une « structure myoïde » dans les éléments connectifs qui pénètrent dans le thymus du poulet.

Qu'est-ce donc, qui sert de trait d'union entre ces formations, dont l'aspect morphologique est en général dissemblable ? Précisément le fait qu'elles présentent toutes à tel ou autre point une ressemblance avec les muscles striés. Mais « ressemblance » est chose vague, et il nous faut analyser en détail ces diverses structures pour arriver à les comprendre et à les classer, sans se laisser hypnotiser par le seul fait de « ressemblance ».

Prenons un thymus de reptile, de préférence d'un animal ayant jeûné un temps court ; on verra alors presque à coup sûr une série de structures myoïdes, c'est-à-dire présentant un aspect de double striation ; une de ces structures — qui saute aux yeux, quand on a la chance de

tomber dessus, mais qui est relativement rare — se présente sous la forme de masse allongée libre sans connexion visible avec les éléments de l'entourage ; souvent plusieurs noyaux allongés sont disposés à sa périphérie. Les colorants neutres, le BrH, l'hématoxyline au fer colorent ici nettement des grains et bâtonnets disposés régulièrement de manière à former l'image familière de la fibre striée ; les fixateurs et les colorants des mitochondries se comportent envers ses formations comme envers les muscles typiques et on constate que les colorations « neutrales régressives » de Heidenhain donnent ici la même image inverse que dans le muscle ordinaire. Il n'y a aucune raison, autant que l'on donne croyance au méthodes d'investigation histologique que nous possédons, pour nier la nature musculaire véritable de ces formations. Est-ce qu'elles sont contractiles — c'est-à-dire jouent-elles un rôle physiologique en rapport avec leur structure ? Je ne le crois pas et ceci pour les raisons suivantes : 1° jamais on ne voit de modifications de structure qui pourraient indiquer que la pénétration du fixateur ait surpris ou produit une contraction de la fibre ; 2° leur périphérie n'est pas lisse, mais érodée et la striation disparaît aux deux bouts de la forme allongée comme si c'étaient des éléments dégénérés ou attaquées par protéolyse, comparables à des lambeaux musculaires analogues, que l'on rencontre dans les tissus d'animaux injectés avec des ferments; 3° on ne voit pas que ces fibres musculaires possèdent des points d'attache sur lesquels pourrait s'exercer la tension mécanique de la contraction.

Je répète que ces formations musculaires vraies sont rares. Parfois on trouve un thymus où ils sont représentées en grand nombre (fig. 19, pl. III) ; parfois on peut étudier une série de thymus d'une espèce donnée, sans rencontrer ces formes myoïdes typiques.

Mais ces formations ne sont pas les seules qui aient l'aspect myoïde. Des cellules rondes, libres ou à quelques prolongements les unissant à la charpente thymique, présentent également une ressemblance avec le muscle. A quoi se borne cette ressemblance ? A peu de chose : en effet, la cellule possède un noyau central ou légèrement excentrique, parfois un second accolé au premier, ou, au contraire, reporté à la périphérie ; parfois même, dans une coupe épaisse ou une série de coupes, on n'y voit aucune trace de noyau, qui d'autres fois est remplacé par un grumeau basophile. Autour du noyau il y a un peu de plasma non différencié, mais ensuite tout le corps plasmatique est composé de stries alternativement plus claires et moins réfringentes (sombres). L'ordre qui préside à la disposition

de ces stries est variable : le plus souvent elles sont assez régulièrement concentriques, le centre du noyau étant le centre géométrique, mais non moins souvent les stries se contournent et se pelotonnent en cocon, dessinant des courbes dépendant de deux ou plusieurs centres, sans que l'on puisse dire que dans ce cas il existe nécessairement plusieurs noyaux ; telle est l'image qui se présente en coupe et sans coloration. Voyons à quoi cela correspond en espace : les stries concentriques peuvent être, en effet, la coupe optique d'une série de sphères plus ou moins parfaites emboîtées comme cela a lieu dans la coupe d'un oignon de plante. Ceci n'est pas le cas dans nos formations : la preuve est apportée par la dissociation sur coupes. Ce myoïde ne se clive pas avec plus de facilité dans un sens que dans un autre ; on ne peut pas l' « éplucher » — comme un corps d'Hassal. Il se morcelle, au contraire, irrégulièrement et chaque morceau de tranche est irrégulier et nous montre de nouveau la succession des stries. Il ne nous reste que la seconde possibilité de structure : la présence de fibrilles disposées concentriquement ou en spirales au sein du plasma. (Concentriquement ou en spirales ? — cela revient à demander si c'est une seule fibrille continue ou plusieurs indépendantes qui forment notre striation. Je n'ai pas pu élucider ce point).

Adressons-nous maintenant au résultat des colorations ; colorons en premier lieu par le T-E-N : les fibrilles se colorent en une teinte plus foncée, mais on ne voit aucune apparence de striation double, tandis que le muscle montre parfaitement le détail de sa structure avec le T-E-N. Colorons avec l'hématoxyline au fer : l'apparence myoïde saute aux yeux ; même chose avec le BrH, mais ici on voit que la constitution des fibrilles n'est pas uniforme, qu'elles sont composées de grains rapprochés. Avec les colorations mitochondriales — aucune apparence de striation double, mais apparition de morceaux irréguliers assez volumineux disposés entre les fibrilles et à la périphérie des myoïdes. Les fibrilles sont donc acidophiles et sidérophiles, elles ne prennent pas les colorants basiques et ne sont pas composées de lipoïdes. Avec les colorants électifs du tissu conjonctif elles prennent une teinte qui se rapproche, mais n'est pas identique à la teinte des fibres conjonctives ; elles prennent l'orcéine comme des fibrilles élastiques. Ce qui est le plus remarquable parmi les résultats donnés par les colorations, c'est le fait que la double striation n'apparaît qu'avec l'emploi de colorants foncés, opaques ; il est impossible d'obtenir l'aspect doublement strié avec les colorants acides clairs, perméables à la lumière. En analysant de plus près, on se rend compte que la double

striation de ces myoïdes globuleux, striation uniforme et ne se présentant bien qu'en une partie de leur corps protoplasmique, est un phénomène optique dû à une sorte d'interférence de lumière. Le schéma de la figure XXIX montre que par l'entrecroisement de deux séries de stries concentriques, disposées l'une dans un plan et l'autre dans un autre, on obtient l'image de double et même triple striation. Jusqu'à tant que ces stries-fibrilles restent transparentes et plongées dans un milieu présentant un indice de réfraction peu élevé, on ne voit qu'une série de stries diversement disposées, se projetant les uns sur les autres, mais analysables par la mise au point différente. Il suffit de rendre ces fibrilles opaques et imperméables à la lumière en les colorant par une substance foncée, pour qu'immédiatement les points d'intersection des stries apparaissent en plus sombre là où la lumière est doublement absorbée. On voit que, d'après la disposition des stries à distance égale les unes des autres, il est nécessaire que les points d'intersections régulièrement disposés donnent une image également régulière et périodique. Il existe encore un moyen pour s'en rendre compte : si on change la mise au point en observant un muscle, les images obtenues seront indépendantes et sériées ; à chaque mise au point correspondra une image définie. Si, au contraire, on varie la mise au point en observant un myoïde globuleux, la position des stries transversales changera *continuellement* : ils se « plieront » à gauche ou à droite, sans cesser d'être visibles. On se rend nettement compte que ces grains et stries ne sont pas matériels, mais dus à une absorption de lumière sur les points nodaux du système strié, points qui varient selon les positions du système de stries.

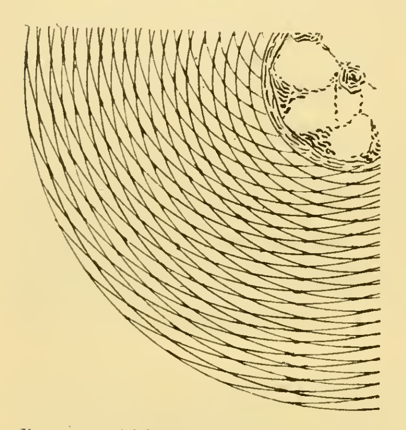


FIG. XXIX. Schéma de la « double » striation d'un pseudo-myoïde globuleux.

L'origine des cellules striées a été peut-être plus discutée que leur structure étudiée. On les a, par une tendance au monisme, louable mais déplacée, considérées comme de vraies cellules musculaires transformées et dégénérées dans le thymus. Nous avons vu que rien dans leur structure ne permet un rapprochement pareil. D'autres auteurs les envisagent comme une partie de l'épithélium. Cette opinion est séduisante — elle

est particulièrement séduisante pour moi, car j'ai pu constater des structures myoïdes de l'épithélium, dont j'ai déjà parlé au § 8. Il serait donc facile de faire le rapprochement en se servant de ce trait d'union. Malheureusement pour elle, il existe une série de faits qui militent contre cette hypothèse : 1° La structure fibrillaire du myoïde globuleux n'a rien de commun comme aspect et caractères histochimiques avec les structures semblables de la cellule épithéliale. Les dernières sont formées par le réticulum intracellulaire et ses mitochondries : les fibrilles du myoïde ont des réactions tout autres — on l'a vu — et ne contiennent pas de mitochondries. Les particules qui se colorent par l'Altmann sont des grumeaux anguleux, disséminés entre les fibrilles et à la périphérie du corps myoïde, et ne présentent aucun caractère d'élément de chondriome ; on les voit d'ailleurs également après les fixateurs les plus divers. 2° Je n'ai jamais pu observer des stades de transition entre la cellule épithéliale et le myoïde. On pourrait penser à la « cellule claire » avec son plasma lamelleux, mais comment envisager l'élaboration des fibrilles si compliquées et régulières dans une cellule vide et à noyau qui ne tarde pas à dégénérer ? Si on pense à la « cellule foncée » il surgit une nouvelle objection, la 3e : l'aspect du noyau du myoïde. Ce n'est pas un noyau de cellule épithéliale ; il est gros, clair, vésiculeux, il est vrai, et ceci va à l'encontre de sa provenance de la cellule foncée avec son noyau rétracté et à nucléoplasma basophile ; mais la distribution de chromatine est tout autre : elle est presque entière périphérique avec un semis et quelques amas au centre. Donc, pas d'analogie intime de structure, aspect complètement différent, pas de terme intermédiaire — tout ceci m'oblige à récuser l'hypothèse épithéliale.

Pourtant, on a constaté — et je ne peux que le confirmer — que les myoïdes globuleux ne le sont pas toujours d'une manière absolue : ils sont souvent unis à la charpente thymique par des prolongements plus ou moins apparents, fait que je n'ai jamais pu observer pour les inclusions musculaires vraies. Si l'on suit ces prolongements, on voit qu'ils se continuent avec une travée conjonctive indubitable : soit, ils font corps avec une tunique vasculaire, soit — avec une travée ordinaire (fig. 15, 16 pl. III). Sur les coupes épaisses et dissociées, ces connexions ne sont le plus souvent pas douteuses : les prolongements du myoïde sont en rapport avec l'élément conjonctif de la trame thymique. Jamais je n'ai vu un seul cas où le prolongement du myoïde serait en rapport avec ceux des cellules épithéliales, qui sont pourtant aisément reconnaissables.

Cherchons maintenant s'il existe dans le thymus des reptiles des formations qu'on puisse considérer comme formes jeunes du myoïde globuleux. Il en existe : on voit de temps en temps, presque toujours à proximité des corps d'Hassal ou de plasmodes épithéliaux, des cellules ovales ou globuleuses, à noyau conjonctif fortement chromatinique, à plasma abondant et acidophile ; ce plasma possède un commencement de différenciation fibrillaire : avec le BrH on y voit plusieurs stries foncées concentriques ou spiralées. On distingue dans la plupart des cas que ces cellules sont en relation avec les travées conjonctives ou les adventices des vaisseaux ; en même temps on voit des cellules toutes pareilles, mais déjà isolées de leur connexions. Fait remarquable et déjà mentionné (§ 40) — on trouve des myoïdes globuleux à l'intérieur de corps d'Hassal en destruction. Ils ne proviennent pas de l'épithélium, car, à côté d'eux, on trouve des cellules épithéliales détruites, et détruites d'une manière typique ; les myoïdes, au contraire, ne sont pas attaquées par les éosinophiles, comme les cellules épithéliales : ils subsistent dans des corps d'Hassal d'où les résidus épithéliaux ont été complètement éliminés et ce ne sont pas seulement des myoïdes à striation prononcée, mais des myoïdes jeunes à quelques fibrilles, comme on en voit aussi dans les environs du même corps d'Hassal.

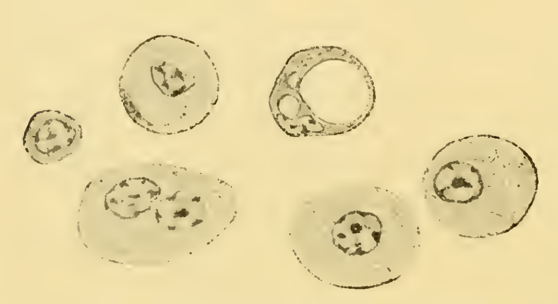


FIG. XXX. Cellules à striation concentrique, produites par l'injection sous-péritonéale de latex de *Ficus coronata* chez le Rat. Apochromate 2 mm., Oc. comp. 6.

L'argument que je crois décisif est apporté par l'expérience. En injectant du latex de *Ficus coronata*, Reinw., latex contenant une forte diastase protéolytique, dans la cavité péritonéale d'un rat, on trouve dans la sérosité péritonéale des cellules acidophiles à striation concentrique prononcée (fig. XXX) ; parmi ces cellules, qui rappellent d'une manière frappante les formes concentriques que l'on rencontre dans le thymus, on en observe parfois avec des cavités intérieures, telles qu'on les voit aussi dans les myoïdes du thymus. Je rappellerai aussi, que d'autres cellules d'origine mésodermique à striation concentrique se voient dans la moelle osseuse et même dans la rate (bien qu'en petit nombre) chez certaines espèces (taupe, rat). (VAN CAUWENBERGHE).

Cette expérience permet de concevoir le mode de production des myoïdes globuleux dans le thymus, leur présence autour et à l'intérieur des corps d'Hassal : Ce sont des éléments conjonctifs jeunes, des wanderzellen comme il s'en forme couramment dans le thymus, qui, sous l'influence des produits diastasiques de l'épithélium thymique, acquièrent une forme irritative spéciale caractérisée par l'élaboration plus ou moins intense des fibrilles. Cette cellule de la lignée lymphoïde se transforme en fibroblaste et la fibrillogénèse se poursuivant dans une cellule libre et à protoplasma globuleux aboutit à la formation d'un peloton fibrillaire, pouvant présenter, par suite d'un phénomène optique, un aspect *pseudo-myoïde.*

Voici donc les types qu'il faut distinguer parmi les diverses formes cellulaires du thymus qu'on a mis dans le même sac sous le nom vague de « myoïdes » ; il y a une catégorie de *vrais myoïdes*, qui sont précisément des lambeaux de vrais muscles, ayant pénétré dans l'organe dans des conditions dont nous reparlerons ; ces vrais myoïdes présentent tous les caractères microscopiques et microchimiques du muscle strié, ne se rencontrent que dans les thymus disposés à proximité de masses musculaires et subissent dans le thymus une destruction définitive.

Les deux autres types de formation sont des *faux* myoïdes : le *pseudomyoïde* dont nous venons de faire l'analyse et qui est un élément connectif à fibrillogénèse irritative et le *quasimyoïde*, visible surtout chez les mammifères, produit par la disposition des mitochondries granulaires relativement volumineuses sur le squelette réticulaire régulier de la cellule épithéliale. Ce dernier type se rencontre plus rarement chez les vertébrés inférieurs dont les mitochondries sont fines et peu visibles.

Ainsi, le seul élément vraiment *myoïde* est représenté par des lambeaux de vrais muscles d'origine exogène, les quasi-myoïdes épithéliaux et les pseudomyoïdes connectifs étant en grande partie le produit de la bonne volonté des chercheurs à relever tout élément pouvant présenter une analogie même lointaine avec une formation doublement striée.

Il nous reste à voir comment se comportent ces divers éléments du thymus dans les conditions expérimentales.

Chap. III. — **Histophysiologie.**

§ 50. — Influence du jeune et de l'alimentation carnée

Exp. XLI. — S'il n'est pas difficile de faire jeûner un lézard, il est beaucoup plus difficile de le suralimenter : ces animaux ne mangent

que difficilement dans les conditions de la captivité et si on les gave de force, ils ne tardent pas à rendre la nourriture. Sachant donc que l'alimentation carnée produit sur le thymus des omnivores un effet comparable à celui de la suralimentation, j'ai nourri, pendant trois semaines, avec de la viande de veau, quatre Uromastix, gros lézards d'Algérie presque exclusivement herbivores. Sur les quatre Uromastix un est mort au bout de 12 jours d'une infection coccidienne du foie, ainsi que je l'ai vu à l'autopsie (était-ce dû à la viande crue?). Son thymus n'était guère plus lymphoïdique que celui d'autres Uromastix, inanitiés par suite du voyage qui les a amenés en Europe. Les trois autres Uromastix montraient à l'autopsie un thymus fortement lymphoïdisé, à vascularisation peu apparente et sans formations épithéliales atypiques; les pseudomyoïdes étaient également absents ; chez ces animaux primitivement inanitiés, il s'agissait donc d'un repeuplement lymphocytaire du thymus sous l'influence de l'alimentation carnée.

Je possède en ce qui concerne cette espèce les données sur le thymus suivantes : 1° animaux normaux et bien nourris (automne); 2° animaux ayant subi une inanition absolue de courte durée (une semaine); 3° animaux en inanition également absolue mais très prolongée (cinq semaines); 4° animaux carnivores. Ces données sur l'Uromastix ont pu être comparées d'un côté avec les Agames normaux et inanitiés et avec une série de Gecko du printemps et de l'automne.

L'étude du thymus de ces animaux corrobore encore une fois les constatations déjà faites sur les mammifères et les oiseaux. L'inanition a pour résultat un réveil de l'activité épithéliale : chez les animaux jeûneurs, on voit, l'épithélium thymique présenter l'aspect déjà décrit d'éléments englobants et sécréteurs; les lymphocytes sont cytolysés en grand nombre et leurs résidus deviennent la proie de phagocytes fixes du réticulum connectif, qui se libèrent ensuite, et, en traversant une série de modifications parallèles à celles que l'on a observées dans le thymus du chien, deviennent des Mâstzellen. Notons que chez les reptiles les corps d'Hassal sont toujours très simples ; la sécrétion est irrégulière, par à-coups, et les cellules épithéliales ayant fini leur cycle sont éliminées — non pas par un mécanisme d'autolyse de l'épithélium syncytial, mais par une destruction dont les agents sont les éosinophiles. L'organe inanitié ne remplit plus sa logette, mais est entouré de tissu conjonctif lâche et vascularisé. A ce point de vue, il se rapproche des thymus que l'on observe chez les animaux hibernants; ici aussi, la pigmentation est beaucoup moins fournie ;

en coupe, on voit que l'organe est sclérosé, envahi de connectif à fibres épaisses formant un réseau grossier. Quand l'inanition est poussée à bout, le nombre de lymphocytes que l'on surprend dans l'organe est minime. Des cavités remplies de détritus grumeleux ne se rencontrent nombreux que dans les stades initiaux du jeûne : ce sont les restes d'éléments épithéliaux détruits par suite de leur activité holocrine. Plus tard, on voit ces détritus phagocytés par des éosinophiles qui, pourtant, ne forment pas de masses importantes comme chez les oiseaux. Les cavités formées sont envahies par du connectif et comblées par celui-ci.

Le thymus lymphoïdisé, soit normalement pendant la bonne saison, soit chez les animaux carnivores, est entouré de tissu graisseux dont les cellules pénètrent parfois dans le parenchyme de l'organe. Je ne crois pas que chez les reptiles on puisse assister à une substitution graisseuse complète à tel ou autre grain thymique, bien que sur les animaux du printemps et les Uromastix carnivores on voie parfois qu'un lobule thymique au lieu de se remplir de lymphocytes, comme le fait un autre à côté, se remplit de tissu graisseux ; il semble que ce dépôt de graisse ne s'effectue que dans les parties de l'organe presque complètement privées d'épithélium. La dégénérescence graisseuse définitive n'est donc qu'une conséquence de la dégénérescence épithéliale et de la sclérose consécutive.

Il nous reste à voir comment se comportent les myoïdes divers durant l'inanition et la réviviscence : j'ai toujours constaté que les formes myoïdes fausses se rencontrent plus souvent, et ceci de beaucoup, dans les thymus au premiers stades d'inanition, déjà privés d'une certaine partie de leurs lymphocytes. La cause n'est pas dans cette raréfaction des éléments thymiques permettant une observation plus facile : les lymphocytes ne recouvrent jamais les myoïdes globuleux de manière à en cacher la vue. La cause est d'ordre physiologique et puisque nous avons distingué trois types de myoïdes nous aurons à distinguer aussi trois cas différents.

1° Les quasimyoïdes épithéliaux sont assez rares et peu apparents dans tous les thymus des reptiles ; mais si on en rencontre tout de même plus dans les thymus délymphoïdisés, cela ne peut tenir qu'à une cause très simple : ce sont précisément des thymus à épithélium actif, c'est-à-dire ceux où les mitochondries se disposent régulièrement et peuvent simuler la structure doublement striée.

2° Les pseudomyoïdes connectifs (corps striés) seront évidemment plus nombreux dans un organe en pleine vasoformation et pénétré d'élé-

ments de sclérose connective. Ils sont plus nombreux surtout par suite de l'activité épithéliale exagérée de ce stade : si l'on donne poids à l'expérience de production de pseudomyoïdes par l'action de ferments — on ne pourra se défendre de penser que la période d'activité protéolytique du thymus doit être la plus favorable pour la naissance de ces formes irritatives. Au contraire, dans le thymus à inanition prolongée, le nombre de pseudomyoïdes diminue par suite de leur destruction, à laquelle on assiste à ce moment : ce sont des éléments à périphérie érodée, à noyau peu apparent, à vacuoles dans le plasma, qui indiquent leur état de dégénérescence. On voit que les pseudomyoïdes n'ont aucun rôle fonctionnel et ne sont que la conséquence d'une prolifération anormale du connectif dans les conditions spéciales du milieu interne thymique.

3° Les vrais myoïdes, lambeaux de muscles disposés de préférence près des travées thymiques, se rencontrent au moins aussi souvent dans les thymus lymphoïdiques que dans ceux qui ont subi une inanition. Ceci nous montre qu'un rôle physiologique n'est pas non plus probable ici. Quel est leur mode de pénétration dans le thymus ? Comme déjà dit, on ne les rencontre que dans les types de thymus qui sont disposés près de masses musculaires. Il peut exister deux modes de pénétration : durant le développement embryonnaire de l'organe ou plus tard durant les variations de volume et de pénétration connective qu'il subit. J'ai déjà dit (§ 37) que les grains que l'on trouve dans les éléments connectifs pénétrant dans le thymus embryonnaire, ne me semblent pas représenter les premières différenciations d'un élément myogène. D'ailleurs, je ne crois pas que tel ou autre élément connectif possède une faculté mystique et déterminée d'avance de donner tel élément de tissu et pas un autre : c'est surtout improbable pour les éléments du mésoderme, si capable d'évoluer dans les sens les plus divers. D'autre côté, l'augmentation du thymus pendant la lymphoïdisation n'est pas assez considérable pour envahir les parties musculaires adjacentes. Je crois donc que la possibilité la plus acceptable est la pénétration de fibres musculaires isolées, comme on en trouve à proximité de l'organe, pénétration avec le tissu conjonctif qui enveloppe le thymus, constitue ses travées et le divise. Un argument en faveur de cette manière de voir est apporté par le fait que les fibres musculaires se trouvent surtout près de la périphérie et des travées du thymus ; parfois on peut nettement constater que c'est avec la pénétration du tissu connectif dans le parenchyme thymique qu'y sont apportées les fibres musculaires tôt ou tard sujettes à la dégénérescence. (Fig. 19, pl. III.) On conçoit,

qu'une fois entourés de lymphocytes à l'époque de la lymphoïdisation de l'organe, les lambeaux musculaires paraîtront être disséminés dans la profondeur du parenchyme même.

Voilà donc les conditions de l'existence de myoïdes vrais dans un thymus donné : présence de fibres musculaires à proximité, pénétration vigoureuse de connectif dans l'intérieur de l'organe, variation régulière de son volume. Ces conditions sont remplies chez les vertébrés inférieurs, chez lesquels seuls on trouve, parfois en abondance, de ces vrais myoïdes.

§ 51. — Granulopoièse et hémopoièse

J'ai déjà dit que la série — phagocytes connectifs, à inclusions naphtolophiles, mastzelle — se retrouve chez les reptiles. J'ai étudié sur frottis quelques affinités de ces cellules chez le Lézard des murailles.

Sur les frottis fixés simplement à l'alcool absolu, toutes ces granulations sont incolores, blanches à la lumière transmise ; dans une dissociation fraîche étudiée à l'ultramicroscope, on distingue des teintes plus mates et jaunâtres des granulations des mastzellen (reconnus ensuite comme tels par une goutte de T-E-N ajoutée à la préparation). Si on applique au contraire au frottis une fixation chromique assez prolongée, on constate que les grains de naphtolophiles prennent une teinte jaunâtre prononcée ; les inclusions irrégulières des phagocytes connectifs encore sessiles présentent également une teinte foncée, mais qui s'en va au lavage prolongé. Etant donné que les grains des naphtolophiles sont intensément verts avec le T-E-N sur frottis fixé à l'alcool absolu ou à la chaleur, je crois que le Chrome agit ici à la manière d'un colorant, car il est à noter que la teinte de telle ou autre substance est très souvent en relation avec ses affinités. Tels sont tous les colorants jaunes, presque sans exception, qui présentent une affinité envers les mêmes éléments des tissus (Acide picrique, Jaune naphtol, Jaune d'aniline, Hélianthine, Orange, Aurantia, etc.). Ceci nous montre encore une fois la valeur que possèdent les colorations simultanées qui permettent aux affinités naturelles de se manifester librement.

Les granulations acidophiles dans le thymus des reptiles semblent se former *in loco* ; on ne rencontre ce type de phagocyte que dans les organes où l'épithélium est détruit, on ne le voit jamais s'attaquer au corps concentriques. Etant donné les formes diverses de leur noyau, l'ac-

centuation plus ou moins prononcée de leurs granulations, et le fait qu'on trouve des éléments jeunes intermédiaires entre le grand lymphocyte et le myélocyte éosinophile, je crois à leur naissance autochtone dans l'organe au dépens de la même série lymphoïde, qui donne les autres cellules si diverses de la lignée connective.

La hémopoïèse dans le thymus des reptiles est, d'après toutes les images que j'ai eues sous les yeux, *nulle* ; on ne voit jamais de jeunes cellules sanguines bien caractérisées et libres dans le parenchyme thymique. Si on en rencontre qui présentent quelques ressemblances avec les stades jeunes — cette ressemblance est exclusivement due à une colorabilité spéciale de la bordure protoplasmique : ce ne sont pas des jeunes globules rouges, mais des stades initiaux de corps striés. Les caractères du noyau suffisent pour dire qu'il ne s'agit pas d'un avant-stade de cellules sanguines. Pas plus que celui des mammifères, le thymus des sauropsidés n'est un lieu de hémopoïèse. Les cellules à granulations neutrophiles, à noyau polymorphe sont également rares dans le thymus des reptiles ; si on en voit, c'est dans les travées thymiques et à proximité du corps épithélial adjacent, presque jamais dans le parenchyme thymique lui-même. Je ferai remarquer à ce propos qu'une participation de ce corps épithélial à la réviviscence du thymus, défendue par certains auteurs, est improbable. Des images pareilles sont dues à la présence de lymphocytes, émigrés du thymus à la proximité du corps épithélial, ce qui fait paraître continus les deux organes.

Chap. IV. — **Les lymphocytes des reptiles et le rôle biologique de l'organe**

§ 52. — Les lymphocytes durant l'inanition

Une certaine périodicité de l'activité thymique a été déjà observée par nous chez les rongeurs, les insectivores, les oiseaux ; ces derniers présentent en effet une véritable périodicité par suite du jeûne bisannuel produit par la migration. Chez les reptiles de nos latitudes et avec interversion des saisons chez les reptiles des pays chauds, cette périodicité est des plus accusées ; nous ne verrons d'ailleurs qu'en bas de l'échelle des vertébrés des êtres à régime nutritif constant.

Le phénomène principal qui se passe dans le thymus durant les périodes de bonne nutrition est la lymphoïdisation, qui équivaut à une prolifération intense du réticulum leucopoïétique et des lymphocytes eux-

mêmes ; ayant ébauché l'étude du rôle biologique de l'organe pendant l'inanition, il nous faut essayer d'approfondir son rôle pendant les périodes de réalimentation. La multiplication des éléments lymphoïdes dont le thymus est le théâtre durant ces moments est-elle caractéristique pour cet organe seul ? On peut donner la réponse négative avec certitude, même en ce qui concerne les reptiles ; ces derniers, en effet, par opposition aux vertébrés supérieurs d'un côté et aux ichtyopsidés de l'autre, présentent fort peu de tissu lymphoïdique ; seule la rate doit être prise en considération à ce point de vue, la moelle osseuse étant exiguë et surtout hémopoïétique, d'autres amas lymphoïdes n'étant ni volumineux ni stables (selon les espèces — annexes du tube digestif, rein, parfois le foie), mais autant qu'il existe du tissu lymphopoéïtique, si peu développé qu'il soit, il subit aux moments de bonne nutrition le même phénomène de multiplication lymphocytaire, que le thymus. Ce phénomène est donc banal, caractéristique non pas pour le thymus comme organe, mais pour le tissu adénoïde leucopoïétique qui entre dans sa constitution et qui se retrouve dans les autres organes. Mais, puisque durant les périodes d'alimentation abondante les phénomènes de leucopoïèse en général sont exagérés et le thymus prend part à cette forme d'activité cytogénique — il nous faut essayer d'élucider ce côté de sa fonction.

Une simple réflexion conduit à évaluer le nombre de lymphocytes existant dans l'organisme en bon état de nutrition comme supérieur à leur quantité dans l'organisme jeûneur. C'est une conséquence logique de la poïèse exaltée de cette catégorie cellulaire et de l'absence d'images de destruction durant la période étudiée. Mais il s'agit de savoir si les jeunes lymphocytes restent dans les organes qui les ont produits ou entrent dans la circulation générale ; je n'ai pas trouvé dans la littérature des chiffres indiquant la proportion de diverses catégories de globules blancs, durant les divers états physiologiques de l'organisme ; je ne tiens pas compte des numérations nombreuses concernant les leucémies, car ces chiffres se rapportent à des états pathologiques et au sang humain.

Les dénombrements globaux indiquent pendant les périodes d'assimilation une plus forte proportion de leucocytes en général : leucocytose après les repas, leucocytose après ingestion de viande (Richet), même après injection d'albumoses et d'acides amidés ; moi-même, je l'ai constaté pour les injections de ferments suivis de digestion *in vivo* et libération de produits de la protéolyse. J'ai noté dans ce cas une proportion très grande de lymphocytes et on se rappelle les expériences

avec la lamelle du § 41, où on a constaté un chémotaxis de lymphocytes par rapport au produits de désagrégation de la molécule albuminoïde. Pour les reptiles, autant que je sache, les chiffres manquent complètement ; j'ai donc effectué une série de calculs sur les frottis de sang faits en Algérie d'Uromastix normaux, à intestins pleins d'aliments, et sur les Uromastyx inanitiés rapportés de voyage. Le tableau suivant indique les proportions obtenues :

	UROMASTIX NORMAUX (EN DIGESTION)						UROMASTIX INANITIÉS				
	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5
Proportion du nombre total de leucocytes par rapport aux globules du sang pris pour 10.000 :	35	52	58	43	34	35	22	26	16	30	25
Proportion de lymphocytes (grands ou petits) par rapport au nombre total de leucocytes pris pour 100 :	34	40	36	42	25	36	23	20	16	22	30

Ces chiffres nous donnent en moyenne :

chez les animaux normaux, 4,3 leucocytes pro mille de globules rouges,
— — inanitiés 2,4 — — —

Parmi ces leucocytes les lymphocytes constituent

chez les animaux normaux, 35,5 p. 100.
— — inanitiés, 22 p. 100.

Ce qui permet de dire que le nombre total de lymphocytes descend pendant une inanition prolongée de 15,2 à 5,2 pour 10.000 globules rouges ; ceci équivaut à la diminution de 1/3.

Le nombre de globules rouges et la masse totale du sang ne variant pas sensiblement chez les animaux inanitiés ou non, les chiffres cités gardent leur valeur relative, même en tenant compte de la viscosité augmentée et de l'épaississement du sang constaté par Tria chez les animaux inanitiés ; la diminution considérable des lymphocytes dans la circulation générale pendant le jeûne reste un fait réel et remarquable. En présence de ce fait, il est permis de se demander si les lymphocytes ne jouent pas un rôle actif et direct dans l'assimilation des substances absorbées par le tube digestif, puisque leur maximum coïncide avec les moments d'activité de ce dernier et leur diminution correspond à son état inactif. Le rôle biologique de cette cellule serait donc des plus importants. Sa

présence constante dans le lymphe, son abondance dans les annexes des organes digestifs, la variation du nombre des lymphocytes durant les divers états physiologiques et pathologiques que traverse l'organisme, forment un faisceau de faits qui n'attend qu'un groupement raisonné pour servir à l'établissement d'une théorie du rôle essentiel des éléments lymphoïdes, agents probables des synthèses albuminiques, et peut-être en même temps lipoïdiques (C. Maillard).

Cependant, les expériences directes manquent ; l'observation concernant les protéoses injectées dans la circulation lymphatique et non transformées ne prouve rien, précisément parce qu'il s'agit de protéoses, nécessitant, pour être assimilées, non une synthèse, mais au contraire une hydrolyse avancée. Etant donné qu'il s'agit dans ces cas d'une constatation d'ordre purement chimique, les quelques essais que j'ai entrepris ne peuvent pas être relatés ici. Il s'agit de réactions données par des émulsions de ganglions mésentériques de chien, agissant sur les produits du dédoublement de graisses *in vitro ;* je compte y revenir prochainement dans un autre travail.

§ 53. — Les conditions biologiques de l'activité thymique

La réduction numérique des lymphocytes par opposition à d'autres éléments cellulaires libres, tels les polymorphonucléaires et hématies, nous indique leur sensibilité spéciale au ralentissement de l'assimilation. Quelques considérations ne seront pas inutiles pour approfondir le sens biologique de ce phénomène et la compréhension de l'existence d'une destruction en masse des lymphocytes dans les organes leucolytiques, dont le thymus est probablement le plus important. Leuckart et Haeckel ont été les premiers à attirer l'attention sur le fait qu'en grandissant la cellule « diminuait » en superficie : le cube du volume ne correspondant qu'au carré de la superficie, la plus grande cellule s'inanitie à cause de la diminution *relative* de sa surface d'absorption, d'où la nécessité de divisions cellulaires qui rétablissent les proportions originelles ; en effet, la surface d'absorption qu'offriront deux cellules-filles sera de près de 3/4 plus grande que celle que possédait la cellule-mère unique. Ceci est exact surtout en ce qui concerne les cellules libres et globuleuses[1].

1. Si nous posons le radius de la cellule-mère = 1, sa superficie s'exprimera par 4π, et la somme de celles des deux cellules-filles par $\frac{2}{\sqrt[3]{4}} \cdot 4\pi$; la relation des coefficients sera donc comme 1 à 2 : 1,5874 ce qui fait que le gain en superficie obtenu par la division cellulaire équivaudra à 72.61 — pour le même volume.

Il faudrait donc croire, que la cause initiale qui amène la division la cellule du métazoaire — comme cela a lieu pour la conjugaison chez les infusoires de Maupas (bien que ce dernier fait soit contesté) — c'est un ralentissement des échanges, une inanition relative.

Hertwig est allé plus loin dans sa Kernplasmatheorie en attribuant au noyau la faculté de subir le premier cette influence et de réagir contre elle par sa division suivie par la division cellulaire. Si on adopte les vues de Hertwig, on pourra s'expliquer aisément la multiplication des lymphocytes, qui malgré l'exiguïté de leur plasma possèdent un noyau de dimensions non moindres que la moyenne des autres cellules de l'organisme. (V. aussi Marcus.) On connaît la lignée évolutive du lymphocyte : la cellule primordiale (mésenchymatique, connective, wanderzelle, grand lymphocyte) possède un noyau et plasma volumineux, qui diminuent progressivement pour aboutir au petit lymphocyte ; il faudrait donc conclure à une grande exigence au point de vue d'échanges nutritifs du noyau de la cellule lymphoïde, puisque les divisions se poursuivent jusqu'à tant que le maximum de superficie par rapport au volume — encore compatible avec l'existence indépendante de la cellule — soit atteint.

D'autre part, on conçoit alors la nécessité d'un mécanisme régulateur du nombre de lymphocytes de l'organisme ; ceci même sans prendre en considération leur rôle probable.

De l'inanition relative, dont nous avons parlé jusqu'ici, doit se rapprocher en ce qui concerne les phénomènes produits, l'inanition générale — le jeûne. Que le ralentissement des échanges nutritifs soit produit par la diminution relative de la surface absorbante de la cellule ou par la diminution absolue de la quantité de substance nutritive dans le milieu interstitiel dans lequel elle baigne — la conséquence en devrait être la même — l'inanition du noyau l'inciterait à la division, la cellule se multiplierait.

On voit donc que s'il n'existait pas de dispositions organiques qui régulariseraient la multiplication et le nombre des cellules libres de l'organisme (car ce n'est que pour les éléments indépendants que les conséquences de la Kernplasmatheorie conservent leur valeur intégrale) — les conditions défavorables à l'organisme au point de vue de nutrition amèneraient ce résultat physiologiquement paradoxal que ces cellules se multiplieraient de plus en plus ; — jusqu'au moment où, par le fait même de l'augmentation de leur nombre et à cause de leur grande sur-

face d'absorption, ils consommeraient le plus clair des réserves nutritives de l'organisme et ceci au dépens d'éléments plus nobles et plus nécessaires à sa conservation (soit individuellement — muscles, cerveau, soit comme espèce — éléments génitaux).

En ce qui concerne un élément libre, les hématies — les mammifères ont tourné la difficulté en privant ces cellules de noyau et par suite de la faculté de division ; les globules rouges nucléés des autres vertébrés semblent également être incapables de multiplication, au moins à l'état parfait dans le sang. Les polymorphonucléaires subissent une désagrégation nucléaire qui est leur caractéristique et qui met l'organisme à l'abri du danger de la multiplication excessive de cette catégorie cellulaire. Restent les lymphocytes, dont pourtant la faculté de multiplication est prodigieuse — toute l'évolution du thymus en est une des preuves.

Il est donc permis de dire que l'existence d'organes lymphocytolytiques est rendue biologiquement nécessaire, comme une conséquence inéluctable du mécanisme même de la multiplication cellulaire. Nous avons déjà vu quels sont pendant l'inanition les rôles que joue dans la destruction des lymphocytes l'épithélium thymique et, dans leur élimination, le connectif thymique.

Cette destruction est-elle en même temps utile à l'organisme inanitié par la possibilité d'utiliser les produits du dédoublement des nucléoprotéines dont sont composés les lymphocytes ? Les expériences du jeûne protéique (§ 28) ne semblent pas confirmer cette hypothèse.

Puisque nous parlons des conditions internes de l'activité thymique, indiquons de quelle manière on peut concevoir dans ce sens l'activité de l'épithélium même du thymus. Les expériences d'inanition et d'irradiation nous montrent que nous avons ici affaire à un élément assez résistant ; d'autre côté, on se rappelle que les greffes thymiques le montrent comme étant sujet le premier à la destruction dans les conditions d'étouffement; on peut induire de ceci que dès que la richesse de la lymphe et du sang en éléments nutritifs est abaissée, l'activité phagocytaire primitive des cellules endodermiques, dont est composé le syncytium, se réveille ; elle se manifeste par l'englobement d'un lymphocyte, le plus proche. Celui-ci contient, comme ceux des plaques de Peyer et des ganglions mésentériques (Délézenne, Muller), une entérokinase qui, libérée par destruction de ce lymphocyte, active le proferment existant dans la cellule épithéliale ; on assiste alors à un phénomène d'autodigestion cellulaire qui

a pour résultat la destruction du plasma de la cellule épithéliale (formation de « cellule claire ») et libération du ferment activé sous la forme optiquement appréciable de grains de sécrétion ; d'après ce que nous savons du mode d'action des diastases, ce ferment, loin d'être détruit par l'autolyse (= sécrétion holocrine) qui l'a libérée, continue à agir dans le milieu thymique. Le résultat est la destruction des lymphocytes de l'organe (pycnose); la kinase, libérée par cette destruction, agit à son tour sur les éléments épithéliaux en activant leur autolyse-sécrétion, même sans qu'un englobement préalable soit nécessaire pour ceci. Ainsi est amorcé le cycle des phénomènes que nous observons dans le thymus inanitié.

A ceci il faut ajouter l'action à distance de la sécrétion thymique, qui trouve son expression dans le dédoublement actif des réserves graisseuses de l'organisme inanitié. Il est évident qu'en utilisant ces réserves l'organisme ne procédera pas autrement que s'il s'agissait de la graisse de la même espèce — mais absorbée par le tube digestif. Dans ce cas bien étudié, puisqu'il se réalise dans l'alimentation du nourrisson au sein — la graisse doit répondre à deux conditions : être émulsionnée et être en partie au moins dédoublée en glycérine et acides gras. Les graisses de la cellule du tissu de réserve se trouvent à l'état de gouttelettes assez volumineuses; soit la cellule elle-même, soit la lymphe et le sang de l'animal inanitié doivent posséder la propriété de dédoubler ces graisses pour constituer les substances de transport à molécules plus petites capables de s'unir aux protéines pour former les lécithides, cholestérides, etc., de l'organisme. Tout ceci implique la nécessité d'une diastase lipolytique. Nous avons vu que les images cytologiques du thymus pendant les diverses formes d'inanition différentielles, ainsi que les expériences directes avec injection de trituration thymique impliquent un rôle activateur de la sécrétion thymique sur ce métabolisme des graisses.

On est donc amené à supposer l'existence de deux types de substances diastasiques dans la sécrétion thymique : une protéase qui se confond peut-être avec la nucléase (action cytolytique et nucléolytique) et une lipase ou plutôt kinase lipolytique (action sur les graisses). Il est à noter que la chimie biologique constate de son côté dans le thymus la présence d'un ferment protéolytique du type tryptique, mais actif en milieu neutre et milieu acide (§ 29) ; la présence également d'une lipase peu active (Poulain, Rovere).

TROISIÈME PARTIE.

Thymus des Ichtyopsidés

A. BATRACIENS

Chap. I. Morphologie et développement

§ 54. — Anatomie

La disposition du thymus chez les Batraciens anoures ne varie guère : chez la Rainette, chez la Grenouille rousse et la Grenouille verte, ainsi que chez le Crapaud vulgaire et le Crapaud tacheté, on trouve — en pratiquant une incision au-dessous et derrière l'oreille — l'organe caché sous la partie supérieure du muscle abaisseur de la mâchoire.

Le thymus des Tritons est disposé plus bas que chez les Anoures, près de l'os hyoïde, mais aussi plus superficiellement. Cependant il n'est pas toujours également facile d'arriver sur le thymus des batraciens : tantôt volumineux, mais envahi de tous côtés de graisse dont il se distingue peu, tantôt réduit à un reste minuscule — enfoui dans un tissu cellulaire indifférent, le thymus du batracien subit d'une manière manifeste les mêmes variations de volume que nous avons observées dans les autres classes de vertébrés déjà étudiées.

Encore moins que chez les reptiles, on peut parler ici d'une différenciation quelconque du tissu conjonctif périthymique ; il n'existe même pas de logette, le thymus étant simplement appendu aux vaisseaux du cou et entouré de tissu lâche qui n'est qu'un peu plus dense près de sa superficie. Ce tissu, chez les batraciens, comprend souvent, des chromatophores et on remarque que la pigmentation est plus accusée en été qu'en hiver, de même le thymus est moins pigmenté chez les animaux en captivité que chez les animaux libres.

La couleur propre de l'organe est un rose jaunâtre, cause d'une confusion facile avec la graisse de même teinte. Le procédé le plus simple pour le diagnostic macroscopique consiste dans une dissociation sur fond noir — le tissu thymique donne du « lait », la graisse, non.

Si l'organe n'est pas par trop réduit, on voit que sa surface est légèrement bosselée avec un commencement de lobulation. Celle-ci n'est jamais bien prononcée, même sur coupe et quand elle existe on se demande,

si elle n'est pas due à la disposition des vaisseaux à la superficie de l'organe. La division interne n'est jamais prononcée non plus, dans l'organe volumineux au moins, et n'existe que quand celui-ci est dissocié par la régression.

§ 55. — Vaisseaux, lymphatiques, nerfs

La vascularisation du thymus se fait par son point d'attache aux vaisseaux du cou ; l'injection chez le crapaud m'a montré que le thymus est irrigué par plusieurs petits vaisseaux. Les artères pénètrent dans le centre par les entailles de l'organe et ses travées incomplètes, puis donnent un réseau de capillaires, assez peu développé dans l'organe lymphoïde, plus riche chez les animaux délymphoïdisés. Ici, parfois, le centre du thymus est tellement vascularisé qu'il produit sur coupe l'aspect d'un organe troué en son milieu. Des capillaires perpendiculaires à la surface du thymus collectent le sang pour le déverser dans les veinules circumthymiques. Ici encore, nous voyons apparaître le même plan d'irrigation que chez les amniotes : le sang oxygéné arrive au centre, traverse la périphérie de l'organe et est reçu enfin par des veines, disposées le plus souvent en dehors du parenchyme. L'irrigation est donc d'abord centripète, puis centrifuge.

Elle est plus simple dans le thymus de têtard, où on ne remarque le plus souvent que des vaisseaux peu nombreux, qui ne font que traverser l'organe sans s'épanouir en multiples capillaires. Jamais on ne voit de cellules sanguines libres — jeunes ou adultes — dans le parenchyme thymique.

L'injection lymphatique du thymus par voie indirecte — en utilisant les espaces lymphatiques sous-cutanés — n'aboutit qu'à des échecs ; l'introduction sous-cutanée de carmin d'indigo colore le thymus de manière diffuse, sans qu'on puisse saisir le moment quand une coloration partielle pourrait donner quelques indications. On est obligé de recourir à l'injection par piqûre directe. Quand celle-ci n'est pas profonde, le liquide fuse dans les insterstices du connectif périthymique et s'avance jusque dans les travées de l'organe ; d'ici, il pénètre facilement dans le parenchyme même, montrant que celui-ci est en communication des plus directes avec le tissu lâche environnant, dont aucune cloison ne le sépare. Dans le cas d'injection profonde, l'organe se remplit presque régulièrement ; il semble pourtant que la masse s'avance plus facilement dans les

directions radiaires correspondant aux entailles (travées) du thymus de manière à figurer une étoile grossière. Sont-ce les voies habituelles de la lymphe ou l'expression de particularités locales de la structure de la trame thymique, c'est ce que je ne saurais décider.

Les nerfs du thymus du crapaud ne sont pas très nombreux et ne se laissent mieux mettre en évidence que par la méthode du Bleu de Méthylène. Il existe des relations nerveuses avec le ganglion du vague situé à proximité. Le Bleu montre trois ou quatre gros filets nerveux qui parcourent le thymus : presque chaque vaisseau de calibre moyen est suivi dans son trajet par un filet qui pénètre ainsi dans l'épaisseur de l'organe (fig. XXXI). Une arborisation comparable à celles que nous avons vues sur les lobules thymiques des vertébrés supérieurs, mais moins riche, couvre sa surface immédiate. Dans le cas où le colorant a été injecté à l'intérieur, on voit de fins prolongements variqueux serpenter parmi les cellules ; ils se divisent en rameaux multiples et, parfois, on les voit finir par un renflement terminal. Développés et ramifiés dans la substance centrale, les filets nerveux traversent, semble-t-il, simplement l'écorce sans s'y épanouir, ni s'y terminer en grand nombre.



Fig. XXXI. Innervation du thymus de Crapaud. Bleu de Méthylène. Obj. C, Oc. 4.

§ 56. — Les éléments constitutifs

D'après ce que nous savons déjà de la structure du thymus dans les trois classes des vertébrés étudiés, on serait étonné de ne pas rencontrer les mêmes parties constituantes dans le thymus des batraciens. En effet, non seulement aucun élément déjà connu ne manque, mais aucun nouveau ne se surajoute à ceux que nous connaissons déjà : syncytium épithélial, réticulum connectif, lymphocytes, granulocytes ; les formations fonctionnelles ou irritatives sont également les mêmes : corps d'Hassal encore moins volumineux que chez les reptiles, plasmodes, cystes à cils ou non, cellules muqueuses assez répandues ; les myoïdes, excepté les quasimyoïdes plus rares, sont largement représentés, surtout les concentriques connectifs.

Existe-t-il donc une caractéristique spéciale de la structure histo'ogique du thymus des batraciens ? La structure est plus dense ou plus lâche d'après les espèces, mais aucun caractère spécial n'empêche d'apparenter l'organe des batraciens adultes à celui des reptiles et des oiseaux.

La structure fine des cellules épithéliales est presque la même que chez les reptiles ; toutefois, les mitochondries sont encore plus petites, plus souvent punctiformes (fig. 6, pl. III). Nous avons remarqué, en décrivant les diverses formes des mitochondries thymiques dans la série des vertébrés, que leur grandeur diminue quand on descend des mammifères vers le bas de l'échelle ; les formes les plus petites, presque à la limite de la visibilité, se rencontrent chez les Ichtyopsidés. Notons que les mitochondries du thymus de la grenouille ont été également vues par Pappenheimer ; hormis les formes en point qui ont été décrites, on remarque également des mitochondries en bâtonnets assez courtes, mais rarement de formes en spirille ; il n'y a que chez les Tritons que j'ai pu observer des éléments du chondriome présentant l'image de larme et de spermatozoïde.

Le travail holocrine de la cellule s'accomplit d'après le type général : l'englobement est fréquent, les structures à mailles sont nombreuses et bien visibles, les granulations de sécrétion moins facilement solubles, que chez les oiseaux, par exemple. L'Altmann leur donne une teinte rouge-brun foncé, tandis que les gouttes de plasma qui restent dans la cellule varient du garance à l'orangé. Le réseau intracellulaire de la cellule au repos se colore habituellement mal, excepté avec le T-E-N alcalin différencié au lysol-toluol.

Les cellules épithéliales sécrétantes sont le plus souvent disséminées, mais on voit aussi des plasmodes composés d'une partie de syncytium qui entre en activité *à la fois*. Quand cela se produit, on voit souvent un capillaire au centre du plasmode (fig. 45, pl. V), vaisseau dont il faudrait plutôt considérer la pénétration comme agent initial de l'impulsion sécrétoire que d'y voir le conduit physiologique de la sécrétion.

Très nettes sont les cellules épithéliales foncées des thymus lymphoïdiques ; on constate facilement l'absence complète de structure interne et de chondriome.

Par suite de la dissémination des cellules épithéliales et de leur peu de tendance à l'autolyse, les corps d'Hassal composés sont rares dans le thymus des batraciens. Cela n'empêche que l'on voit parfois toute une partie de syncytium plasmodioïde entourée et détruite par les cellules sœurs. On a considéré les cavités au sein des corps d'Hassal comme au-

tant de signes de sécrétion endocrine vacuolaire du thymus (Ver-Ecke) ; cette interprétation ne s'accorde pas avec les faits, car le vide de ces cavités est produit dans la plupart des cas par des phagocytes et ces cavités ont contenu auparavant des éléments cellulaires détruits. Si l'on peut donc parler ici de sécrétion endocrine, ce sera dans le même sens comme dans le cas d'une cellule qui digère un élément englobé. C'est surtout Nussbaum et Prymak qui ont souligné l'activité phagocytaire dans le thymus des batraciens. Ils ont vu, et on ne peut que confirmer ces observations, des amas de détritus cellulaires attaqués et éliminés par des granulocytes ; n'était-ce leur tendance à nier le caractère épithélial des corps d'Hassal, ils seraient arrivés à donner une image exacte de cette forme d'activité intrathymique. Ces amas des détritus ne sont autre chose, comme nous l'avons vu chez d'autres vertébrés, que des restes d'épithélium ayant subi son cycle sécrétoire. Quand la destruction de l'amas par les phagocytes n'est pas encore trop avancé, on y distingue des cellules à structure claire et même la structure en écumoire. Parfois, l'afflux des phagocytes manque et le détritus subit alors une désagrégation lente, probablement sous l'action des substances protéolytiques qui circulent dans le thymus, et se transforme en un amas de granulations irrégulières, nageant dans un liquide qui est précipité en filaments par les réactifs. Il ne faut pas confondre cet aspect avec les cellules muqueuses qui s'en distinguent par leur métachromasie.

La charpente thymique chez les batraciens présente d'après les espèces des difficultés diverses de résolution. Chez le crapaud et plus encore chez la grenouille, les éléments épithéliaux et ceux du connectif sont enchevêtrés d'une manière parfaite et on est obligé, hors le cas où l'on tombe sur des individus particulièrement favorables, d'avoir recours à la dissociation. Malgré la densité de structure chez *Hyla* les deux éléments se différencient mieux chez cette espèce, par suite de la meilleure colorabilité de l'élément connectif. Cependant, dans tous les cas, on arrive à distinguer la présence d'un syncytium épithélial, dont les cellules ne sont pas toujours toutes en relations les unes avec les autres, mais se signalent par la structure de leur plasma et par la disposition de la chromatine de leur noyaux. Les noyaux des cellules connectives sont plus riches en chromatine et leur plasma prend plus facilement les couleurs acides fortes. On a confondu systématiquement les éléments connectifs avec ceux de l'épithélium et certains auteurs ont été jusqu'à attribuer la formation des cils à l'élément connectif ; ce n'est pas que cela soit théoriquement

impossible, car on connaît des endothéliums ciliés (JOURDAN), mais le mode de formation de ces cils (bordures en brosse, grains basaux), tout l'aspect de la cellule qui les porte, indiquent nettement le caractère épithélial franc de cette dernière. De même pour les cellules muqueuses. Mais, malgré tout, la morphologie pure ne peut apporter ici que des probabilités et ce n'est qu'en suivant le développement de l'organe que l'on peut arriver à se rendre exactement compte de ce qui appartient à l'endoderme d'un côté, et au troisième feuillet de l'autre.

§ 57. — HISTOGÉNÈSE

J'ai pu étudier le développement du thymus chez deux types de batraciens : la Rainette et le Crapaud vulgaire ; je réunirai leurs descriptions, car le développement a lieu d'après le même mode dans les deux cas.

L'organogénèse est très simple ; au stade de 2 mm. 5 chez *Hyla* et de 3 mm. chez *Bufo*, la larve, qui quitte l'œuf et nage librement, possède deux épaississements endodermiques au-dessus des deux premières fentes branchiales. Le premier, pourtant plus volumineux, disparaît chez la larve de 3 (4) mm., tandis que le second épaississement tend à s'isoler de l'endoderme du pharynx pour pénétrer dans l'épaisseur du tissu. Chez la larve de 4 (5,5) mm. cet isolement est déjà accompli et nous trouvons l'organe sous forme d'un petit nodule épithélial au-dessus du pharynx de chaque côté et au-dessous de l'œil. Il est à remarquer que l'ébauche primitive au stade de 3 mm. 5 chez *Hyla* a une tendance à former une encoche au centre, encoche qui se comble presque immédiatement. La partie supérieure de la tête continue à s'avancer et bientôt le nodule thymique se trouve sous la capsule auditive pour conserver cette place chez le têtard, tandis que chez l'adulte elle sera disposée encore plus en arrière, derrière l'oreille.

Le développement chez *Hyla* a été étudié par STÖHR, qui en a tiré le plus clair de ses arguments en faveur de la théorie de l'origine épithéliale des lymphocytes. Voyons donc en premier lieu comment se passent les choses chez cette espèce. Au stade de 5 mm., l'ébauche est encore complètement épithéliale, mais la veine jugulaire la sépare déjà du pharynx (fig. XXXII). En même temps, nous voyons une grande quantité de cellules connectives se diriger vers l'ébauche encore remplie de grains de vitellus, l'entourer et la pénétrer. Je ne suis pas le seul qui voit ces cellules mésodermiques non seulement entourer, mais pénétrer l'ébauche

thymique — ceci est décrit par MAURER, et même STÖHR dit avoir vu, tardivement il est vrai (8 mm.) — la « vascularisation » de l'ébauche. En réalité, la pénétration est beaucoup plus précoce et au stade de 7 mm., où l'on ne voit pas encore de vaisseaux, les éléments connectifs sont déjà abondants et prolifèrent activement. Il est très exact que l'on ne voit pas d'immigration de lymphocytes parfaits — d'ailleurs on devrait une fois pour toutes cesser de parler d'immigration de petits lymphocytes : on ne peut pas s'attendre que cette variété cellulaire très peu mobile par soi puisse activement immigrer ; elle peut être seulement apportée par le courant lymphatique ou sanguin et rester là où un hémotaxis l'appelle ou, plus simplement, dans les filets d'un réticulum. Mais la vascularisation de l'ébauche thymique n'est pas constituée à ce moment et ce sont des cellules connectives qui y pénètrent et ceci non seulement par l'activité amœboïde de leurs longs prolongements, mais également par prolifération — en donnant naissance à de nouvelles cellules, qui s'avancent en conservant leur relation avec la cellule-mère. Beaucoup parmi ces cellules peuvent au contraire se libérer et constituent alors la population lymphoïde de l'organe. Ces images se voient couramment dans le thymus des *Hyla* et avec une netteté encore plus grande chez *Bufo* où ceci a été vu, bien qu'avec une autre interprétation, par MIETENS. Il ne subsiste pour moi aucun doute sur l'origine connective des cellules lymphoïdes thymiques chez ces batraciens — les premiers vertébrés, pourtant, chez qui j'ai eu à étudier ce processus — tellement les mitoses qui donnent origine aux lymphocytes diffèrent des mitoses des cellules épithéliales. Très communes sont également les amitoses — ici le noyau conserve les grandes



FIG. XXXII. Coupe d'un têtard de *Hyla* de 5 mm. au niveau du thymus. Obj. A, Oc. 4.

lignes de sa structure et on voit très bien qu'il s'agit d'un noyau connectif avec son semis de chromatine. Hormis cet aspect du noyau, il suffit d'avoir observé une coupe colorée par un colorant simultané pour distinguer non seulement les connexions différentes du connectif et de l'épithélium, mais aussi les affinités différentes de ces connexions.

Au stade de 10 mm. le thymus est presque entièrement constitué et ne fera maintenant que d'augmenter de volume jusqu'à la métamorphose. Il est non seulement pénétré de connectif, mais déjà faiblement vascularisé et la lymphocytogénèse s'y poursuit activement. Les signes d'activité épithéliale sont très peu nombreux, pourtant déjà chez le têtard de *Hyla* de 12 mm. et le têtard de crapaud de 15 mm., on rencontre quelques corps d'Hassal; ils disparaissent rapidement pour être remplacés par des cystes qui à leur tour sont comblés de lymphocytes. Je n'ai rencontré que chez un têtard de *Bufo* de 17-18 mm. des corps concentriques dans le thymus. Les signes d'activité épithéliale n'apparaissent nombreux que pendant la métamorphose.

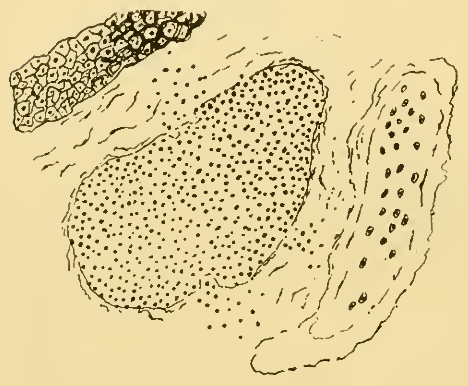


FIG. XXXIII. Thymus de têtard de Crapaud de 10,5 mm, avec cellules lymphoïdes en émigration. Obj. A, Oc. 2.

En revenant au jeune têtard de *Bufo*, notons que jamais on ne voit des cellules lymphocytoïdes dans le thymus avant d'avoir pu apercevoir la pénétration d'éléments connectifs. Le stade de la cellule sombre manque ce qui est compréhensible, vu le peu de volume de l'ébauche ; celle-ci, à un moment donné, est entourée chez *Bufo* de 10 mm. 5 d'une grande quantité de lymphocytes parfaits, semblables en tout à ceux qui se trouvent déjà en son intérieur, mais l'étude de leur disposition semble plutôt faire croire à une émigration, car on voit des cavités laissées au bord du thymus par leur sortie (fig. XXXIII). Il est logique que le thymus prenne part à la formation des lymphocytes de l'organisme, ainsi que, par exemple, le fait le tissu lymphoïde du rein. Si l'on compare les lymphocytes de ce dernier qui est disposé près du thymus (pronéphros), et que l'on obtient souvent sur la même coupe, on ne distingue absolument aucun caractère qui puisse différencier ses cellules lymphoïdes de ceux du thymus.

L'observation du développement du thymus chez *Bufo* et *Hyla* ne

donne aucun argument au profit de la théorie épithéliale ; mais elle montre que, de même que chez les vertébrés supérieurs, deux éléments prennent part à la constitution de l'organe définitif : l'épithélium et le connectif. D'autre côté, il n'y a aucun argument qu'on puisse faire valoir en faveur de la disparition complète de l'épithélium et de son remplacement total par le connectif : l'aspect des cellules du syncytium du thymus adulte est identique à celui de l'épithélium de l'ébauche primitive et du thymus du têtard. Les deux éléments existent l'un à côté de l'autre et jouent chacun son rôle fonctionnel.

CHAP. II. — **Histophysiologie**

§ 58. — INFLUENCE DES DIVERS AGENTS SUR LE THYMUS ET LES BRANCHIES DES TÊTARDS

Les têtards de crapaud, au moment où leur thymus conserve encore les relations avec l'extérieur, ne se prêtent pas à l'expérimentation physiologique, à cause de leur extrême fragilité. A un stade plus avancé, de 10 à 15 mm., ils m'ont servi à effectuer les expériences suivantes.

EXP. XLII. — On ajoute à l'eau où se trouvent dix têtards (récipient de 50 cc. environ) une petite quantité de Bleu de Méthylène jusqu'à obtention d'une teinte bleu clair. L'eau se décolore lentement et redevient incolore en trois jours. Tous les jours des têtards sont disséqués sous la loupe et leur thymus étudié sur la présence d'une coloration. Malgré la coloration de nombreuses fines granulations de l'épithélium de la nageoire caudale, la coloration bleue des granulations dans l'épithélium branchial — le résultat dans le thymus est négatif, même après exposition à l'air.

On ajoute dans les mêmes conditions du Rouge Neutre. De grosses granulations en plus de celles que colorait aussi le bleu de méthylène sont visibles dans le revêtement épithélial. Dans le thymus on voit des cellules contenant des grains rouges et orangés. On se rend compte par addition de T-E-N sous lamelle que ce sont des cellules conjonctives à inclusions pycnotiques. Pas d'autres éléments colorés.

On ajoute du Vert de Janus. Dans l'épithélium superficiel apparaît une troisième sorte de granulation. très fine, de forme allongée (mitochondries ?). En ajoutant à l'eau les trois colorants à la fois, on obtient dans la peau des têtards une véritable mosaïque tricolore. Dans le thymus le Vert de Janus colore les mêmes inclusions que le Rouge Neutre.

Ces expériences avec les colorants vitaux (dont le Bleu de Méthylène a dû probablement être réduit à sa base incolore) ne donnent qu'une indication négative en ce qui concerne la propriété du thymus à accumuler les substances étrangères à l'organisme, indications déjà obtenues chez les mammifères et les oiseaux par l'emploi de poudres inertes en injection.

D'autres substances ont été ajoutées à l'eau :

Exp. XLIII. — Du carmin très fin est ajouté et l'eau remuée plusieurs fois par jour. L'épithélium de la nageoire caudale ne contient rien ; à la dissociation des branchies on voit des agglomérations de carmin, de la position exacte desquelles on ne peut pas se rendre compte ; il y en a également quelques grains dans le thymus. On fixe quatre têtards au formol et au Telliesnitzky, inclut et coupe. Sur coupe non colorée, on voit des grains de carmin dans l'épaisseur du revêtement branchial et dans l'intérieur des branchies ; sur coupes colorées au bleu d'aniline, on distingue la présence de grains de carmin accolés à l'extérieur des branchies ; on constate de plus leur présence dans le plasma même des cellules épithéliales, dans l'endothélium des vaisseaux branchiaux et dans les multiples grands mononucléaires contenus dans les vaisseaux et dans le tissu environnant. Pas de grains libres ni dans la lumière des vaisseaux ni ailleurs. Des grains de carmin sont contenus également dans l'épithélium intestinal. Le thymus contient plusieurs grains de carmin à l'intérieur des phagocytes libres et sessiles (on en trouve également dans la rate). Il n'y a rien dans les cellules épithéliales du thymus, non plus que dans les petits lymphocytes.

On ajoute à l'eau du vermillon d'aquarelle dont les particules sont de diverses, grandeurs et irrégulières. Quatre têtards sont fixés à l'alcool et auformol (j'ai évité tout fixateur qui puisse donner des précipités, même le bichromate). La fixation à l'alcool étant mal réussie (ratatinement) je ne tiendrai ici compte que des deux têtards au formol. Aucune grosse particule ne se trouve à l'intérieur du corps, mais il y en a dans le tube digestif ; des particules plus fines se trouvent dans l'épithélium branchial, dans celui qui tapisse la cavité bucale, mais non pas dans celui de la peau et de la nageoire caudale. Dans l'intérieur de plusieurs branchies on voit des images de phagocytose de particule accolées au tractus conjonctif et à des mononucléaires, ce qui indique leur provenance *in loco* (figure 14, pl. III). Je croyais en effet à première vue, que les grains provenaient de l'intestin et s'acheminaient aux branchies en vue de leur expulsion par cette voie ; il est évident que c'est le contraire qui a

lieu, car pour que la phagocytose s'observe dans les branchies, il faut que les grains arrivent à travers l'épithélium de ceux-ci, ce qui n'exclut pas évidemment l'absorption simultanée par l'intestin. On voit de place en place des grains de vermillon adhérents à la paroi externe des branchies — une partie de ces grains a dû certainement se détacher pendant les manipulations de fixation et d'inclusion. Je n'ai pas saisi le mécanisme de pénétration des grains à l'intérieur de la cellule épithéliale : est-ce par des sortes d'oscules, que l'on voit dans la préparation à plat de cet épithélium ? Est-ce par activité phagocytaire de la cellule, dont la paroi n'est pas rigide et ne porte aucune différenciation spéciale ?

Dans le thymus, comme dans l'expérience précédente, quelques globules migrateurs sont chargés de grains et quelques cellules de réticulum connectif en contiennent un petit nombre.



Fig. xxxiv. Branchie de têtard de Crapaud, avec petites goutelettes graisseuses, noircies par l'osmium. Obj. D. Oc. comp. 6.

Ayant constaté ainsi — en poursuivant un autre but, il est vrai — la perméabilité des branchies envers les substances inertes, j'ai cherché à voir si elles étaient capables d'absorber d'autres substances facilement mises en évidence. Je me suis arrêté à la graisse colorée par le Soudan III.

Exp. XLIV. — Dans le récipient de 50 cc. contenant dix têtards on ajoute 5 cc. de crème de lait colorée par du Soudan. Le lendemain, deux têtards sont morts, les autres se portent bien ; on en dissèque trois et on trouve de la graisse sous forme de gouttelettes réfringentes non colorées dans tout l'épithélium extérieur, un peu de graisse colorée dans l'intestin dont les parois contiennent également des gouttelettes colorées, notamment dans la partie externe des cellules qui la constituent. Les parois des branchies se comportent comme celles du tube digestif, c'est-à-dire contiennent des gouttes de graisse colorée. Après deux jours, les têtards sont fixés, soit au liquide d'Altmann, soit à l'osmium à 1 p. 100, soit au formol acétique, inclus et coupés. Sur coupe de pièces osmiées on constate que tout le revêtement épithélial du corps est rempli de gouttelettes noires volumineuses, d'autres gouttes noires se trouvent dans l'épithélium du tube digestif et dans celui des branchies, mais ici elles sont toutes de petites dimensions (fig. xxxiv). Aucune goutte de graisse noircie libre à l'intérieur du corps, mais on en trouve dans les globules

blancs, le tissu conjonctif et la plupart d'organes, sauf toutefois le thymus. J'ai eu l'occasion de constater, après avoir employé du xylol jauni pour le traitement des coupes, que les gouttelettes noires de la peau et des organes disparaissaient facilement sous son action, tandis que ceux des branchies et de l'intestin résistaient.

Une expérience de contrôle a été instituée en plaçant un peu de beurre coloré au Soudan III dans le récipient des têtards, qui en mangeaient volontiers. On remarqua chez eux la même infiltration graisseuse de la peau et des gouttes volumineuses dans l'épithélium des branchies, mais tandis que les gouttes dans l'épithélium intestinal seules étaient colorées, celles de l'épithélium externe et des branchies étaient incolores. Dans la coupe, on voyait dans les branchies non pas des gouttes fines, mais des gouttes volumineuses comparables à celles que l'on trouvait dans la peau.

En ce qui concerne la structure fine de l'épithélium thymique, les résultats ont été négatifs chez tous ces sujets. Je n'ai pas constaté d'exagération de sécrétion : le thymus était au contraire très lymphoïdique.

On a fait vivre également cinq têtards pendant trois et quatre jours dans de l'eau distillée ; cette forme d'inanition n'a produit aucune influence sur leur thymus. J'en conclus que le thymus des têtards doit être considéré, en ce qui concerne la fonction de l'épithélium, comme physiologiquement inactif ; son activité se borne à ce stade à la production plus ou moins intense de lymphocytes. Une autre conclusion à tirer de ces expériences concerne l'établissement de la propriété de l'épithélium branchial des têtards à absorber des substances neutres et peut-être des graisses émulsionnées.

§ 59. — La fonction thymique chez les batraciens adultes

La thymectomie chez les vertébrés supérieurs — mammifères, oiseaux — est une expérience qui n'a donné jusqu'ici que des résultats contradictoires (v. Historique). J'ai essayé la même opération chez les batraciens : si le résultat négatif obtenu chez les vertébrés supérieurs peut être imputé aussi bien à la complexité de la fonction physiologique de l'organe qu'à des erreurs opératoires — on pourrait s'attendre à des résultats plus probants chez les vertébrés inférieurs. Bien que l'existence de deux fonctions antagonistes est certaine également chez ces derniers, une cause d'erreur peut être évitée : il est facile ici d'éliminer tout l'or-

gane, sans en laisser des restes. Pourtant, on avait déjà expérimenté avec le thymus des grenouilles, mais les résultats ont été également contradictoires. Des auteurs ont constaté des phénomènes de paralysie, d'intoxication, de dépigmentation (ABELOUS et BILLARD). D'autres, HAMMAR et VER-EECKE, ont nié d'une manière absolue toute influence morbide de la thymectomie chez la grenouille. Il était donc intéressant d'essayer la thymectomie chez un autre anoure.

EXP. XLV. — L'opération ne présente pas de difficultés chez *Bufo vulgaris*, ainsi que chez *B. pardalis* d'Afrique : une incision longitudinale, immédiatement sous la glande parotide, permet d'aborder le thymus pigmenté, disposé sous la partie supérieure du muscle abaisseur de la mâchoire. Pour éviter toute erreur, j'ai chaque fois fixé et coupé en série les parties éliminées.

Malgré les précautions d'asepsie habituelles, on constate dans chaque série d'expériences la mort assez rapide d'une partie des animaux (20 p. 100 en moyenne), mort due à une infection généralisée. En général, les plaies cutanées des animaux de contrôle guérissent mieux et plus vite que celles des animaux déthymés, qui néanmoins finissent par les cicatriser complètement au bout de trois à quatre semaines.

Le fait saillant de la période postopératoire est une perte de poids continuelle et progressive, mais lente, amenant les animaux privés de thymus à une cachexie mortelle au bout d'un temps parfois long (six à sept mois).

Le tableau suivant donne les moyennes des pesées régulières faites avec une série de six mâles et quatre femelles, en regard avec les moyennes des animaux témoins (en grammes) :

	Mars	Avril	Mai	Juin	Juillet	Août	Septembre
	—	—	—	—	—	—	—
♂♂ témoins......	65	63	58	60	55	58	56
♂♂ opérés.......	62	57	51	44	39	34	30
					(1 mort)	(2 morts)	(autopsie)
♀♀ témoins......	135	142	150	150	139	130	133
♀♀ opérées......	140	139	122	110	103	90	86
					(2 mortes)		(1 morte et autops.)

Les animaux opérés ne présentent pas de décoloration, ni d'ulcérations de la peau, les mouvements ne sont aucunement ralentis, si bien qu'un des crapauds déthymés depuis deux mois a pu reconquérir sa liberté et n'a été repris qu'un mois plus tard ; il accusait d'ailleurs une baisse de poids analogue à celle des animaux de sa série, restés dans les conditions de la captivité

On ne remarque aucune différence entre la résistance de pièces sque-

lettiques des opérés et des témoins, tous ces crapauds étant des adultes. Les prélèvements de sang n'ont indiqué qu'une hyperleucocytose passagère, pendant les deux à trois semaines qui suivent l'opération.

A l'autopsie, on constate principalement une augmentation de volume et des modifications de la rate et du pancréas.

En résumé, la thymectomie chez le crapaud n'est pas nécessairement une opération rapidement mortelle ; elle entraîne toujours une hypotrophie progressive, aboutissant à la mort après une survie prolongée.

L'interprétation de ces résultats semble corroborer le scepticisme que j'éprouve envers la thymectomie comme méthode d'investigation ; on constate chez les animaux opérés — ainsi que je l'ai vu chez quelques mammifères (chiens, cobayes, rats), lesquels j'ai également thymectomisé et dont je n'ai tiré que des résultats contradictoires — une augmentation d'appétit : les crapauds opérés mangent plus, et même dans la journée, ce que ne font qu'exceptionnellement les crapauds normaux. Néanmoins, nous voyons une forte diminution de poids. Sur quoi porte cette diminution ? Dans les autopsies on voit une chose paradoxale. Malgré la grande quantité de nourriture absorbée, les animaux ne forment que peu de réserves graisseuses; d'autre côté, ces réserves restent intactes chez les animaux mourants, ayant perdu près de la moitié de leur poids. C'est surtout au dépens des muscles et du foie que se produit cette diminution de poids — fait contraire à ce que l'on observe chez les crapauds inanitiés.

Il semble que l'absence du thymus a pour suite une perturbation profonde dans le métabolisme général et surtout dans celui des réserves; mais remarquons, que l'on peut aussi bien parler d'un trouble du processus de formation, que d'un trouble du processus de désintégration de ces substances et ceci nous explique la contradiction entre les divers résultats que l'on obtient avec la thymectomie. Tout dépend en quel état se trouve l'animal qui subit cette opération et de la manière dont se passe cette dernière : si l'animal est jeune, en métabolisme actif, la thymectomie pourra être dangereuse ; chez l'animal adulte, elle le sera moins et même inoffensive, car il est probable que d'autres organes lymphoïdes, — soit connectifs purs, soit annexes du tube digestif, — peuvent remplacer le thymus. Si l'opération elle-même (perte de sang, infection) lèse sérieusement la santé générale de l'animal — cette lésion s'aggravera par suite de la non possibilité d'utilisation rapide des réserves —

résultat de la thymectomie. Le rétablissement sera lent et sujet à rechutes, car l'assimilation nutritive sera viciée.

Il est probable que la thymectomie enlève à l'organisme en un seul coup la possibilité d'activer deux fonctions — antagonistes bien que complémentaires — l'assimilation nutritive (fonction lymphocytogénique du thymus) et l'utilisation des réserves (fonction sécrétoire), sans parler du rôle du thymus dans la destruction des lymphocytes, dont le sens biologique est également en rapport direct avec la nutrition générale. (§ 52). Une « inanition interne » progressive sera le résultat de l'opération, inanition qui peut être ralentie et même empêchée par l'action d'autres organes à fonctions analogues, pouvant se substituer physiologiquement au thymus. Par suite, la thymectomie ne peut pas donner plus d'indications directes sur le rôle du thymus, que l'enlèvement de la rate ou des amygdales sur le rôle de celles-ci.

En revenant à l'étude des organes chez le crapaud thymectomisé, notons que le foie subit une diminution de volume et de poids, mais que les organes dont les modifications attirent le plus l'attention sont la rate et le pancréas. Ce dernier, chez tous les animaux ayant survécu plus de trois mois, a un aspect spécial. Il est congestionné, mais plus volumineux que normalement ; en coupe, les îlots de Langerhans sont moins visibles que chez le normal et les acinis de la glande exocrine sont bourrés de granulations en nombre supérieur à celui que l'on observe habituellement (on y voit également de très belles et grandes mitochondries). Je ne saurais interpréter autrement cet aspect que comme celui d'un pancréas physiologiquement depuis longtemps au repos. Il est difficile de dire s'il existe une relation directe entre cet état du pancréas et l'absence du thymus, ou si cet aspect est dû simplement à la cachexie de l'animal.

Dans la rate, on constate une augmentation des amas lymphoïdes, visibles eux-mêmes à l'œil nu ; ces follicules sont constitués par une grande quantité de lymphocytes parmi lesquels un certain nombre en karyokinèse. Cet aspect se voit dans le premier mois après l'opération ; plus tard, au contraire, on remarque un grand nombre de lymphocytes pycnotiques dans la rate : il faudrait peut-être considérer ces faits comme l'expression d'essai de remplacement organique du thymus absent par la rate et ceci dans ses deux fonctions : la leucocytogénèse — dans les premiers temps et celle de la cytolyse — durant le stade de cachexie.

Exp. XLVI. — En effet, si on enlève en même temps ou à courts

intervalles le thymus et la rate chez les crapauds, comme je l'ai fait sur six mâles, on obtient une mort rapide :

Thymectomisés et splénectomisés :

1er — 70 gr.	meurt au	4e	jour	— 58 gr.
2e — 64 gr.	» »	4e	»	— 56 gr.
3e — 58 gr.	» »	1er	»	(hémorragie opératoire.)
4e — 62 gr.	» »	3e	»	— 60 gr.
5e — 44 gr. (jeune)	» »	3e	»	— 35 gr.
6e — 50 gr.	» »	2e	»	— 46 gr.

Thymectomisé :

. 7e — vit au bout d'un mois.

Splénectomisés :

8e — 60 gr. } vivent au bout
9e — 62 gr. } d'un mois.

Les animaux refusent toute nourriture ; la mort n'est pas due à l'infection ; l'agonie présente des phénomènes nerveux — soubresauts, tremblements chez le 2e et le 5e, le 1er et le 4e sont paralysés du train postérieur avant la mort.

Ces résultats semblent militer en faveur d'une relation physiologique de deux organes : la rate pouvant à un certain point remplacer le thymus, l'extirpation de deux organes amène la mort par une véritable insuffisance de l'*organisme incomplet.*

Exp. XLVII. — Le thymus peut-il remplacer à son tour la rate ? Les images histologiques ne donnent aucun appui à cette supposition : Trois crapauds mâles et une femelle sont splenectomisés et laissés en vie durant une à trois semaines ; le thymus de tous est fortement délymphoïdisé comme s'il s'agissait d'animaux en inanition. On n'y remarque pas de karyokinèses et pas de signe de destruction de hématies. (D'autres organes lymphoïdes n'ont pas été étudiés.)

Une autre série d'expériences sur les crapauds thymectomisés a été entreprise pour essayer d'élucider le rôle de l'organe pendant l'inanition chez ces batraciens.

Exp. XLVIII. — Six crapauds (3 ♂ et 3 ♀) ont été thymectomisés et six crapauds de même sexe et à peu près du même poids ont été pris pour contrôle ; tous ont été soumis à l'inanition complète :

Thymectomisés :	*Contrôles :*
1er ♂ — 60 gr. meurt après 10 j. d'inanition	1er ♂ — 62 gr. meurt après 1 m. et 13 j.
2e ♂ — 45 » » » 14 j. »	2e ♂ — 40 » autopsie après 6 sem.
3e ♂ — 53 » » » 20 j. »	3e ♂ — 51 » renourri » 4 sem.
1er ♀ — 132 » » » 24 j. »	1er ♀ — 135 » » 4 sem.
2e ♀ — 118 » » » 18 j. »	2e ♀ — 116 » autopsie » 4 sem.
3e ♀ — 97 » » » 14 j. »	3e ♀ — 94 » meurt après 25 jours.

On voit que les thymectomisés présentent nettement une résistance moindre envers l'inanition que les crapauds normaux. Ils meurent en pré-

sentant, comme les autres thymectomisés de l'expérience XLV, de notables réserves de graisse, tout en étant en général très amaigris. Chez tous, les parties lymphoïdes de la rate contiennent de nombreux lymphocytes en pycnose.

Les quatre crapauds contrôles de cette expérience possédaient des thymus qui sont des spécimens parfaits de thymus délymphoïdisés. Je ne crois pas utile d'insister sur leur description : on connaît déjà ces phénomènes d'activité épithéliale, de pycnose, de phagocytose connective. Les réserves graisseuses de ces crapauds sont nettement diminuées.

Je ferai remarquer, en ce qui concerne les myoïdes, que l'on constate une certaine diminution de leur nombre durant l'inanition. Mais il faut distinguer ici entre l'inanition de courte durée et l'inanition prolongée. Dans le premier cas, au contraire, leur nombre est augmenté et ceci concerne surtout les pseudomyoïdes connectifs. Par suite d'une inanition prolongée, cependant, leur nombre diminue, car ils sont détruits, ainsi qu'on le voit dans les coupes, qui présentent des myoïdes globuleux en désagrégation. D'où il résulte qu'il faut se méfier des images que l'on observe sur les batraciens qu'on a conservés quelque temps au laboratoire et qui sont toujours aux stades initiaux d'inanition.

Les crapauds contrôles, 3[e] ♀ et le 1[er] ♂ de l'expérience XLVIII, ont été laissés en vie, renourris pendant une semaine et autopsiés : ils ne m'ont donné aucune augmentation de myoïdes par rapport aux autres. Notons que les myoïdes vrais — lambeaux de muscles — ne se voient que chez certains exemplaires et sans qu'on puisse saisir une relation bien nette entre leur présence dans un thymus donné et l'état de l'animal.

Exp. XLIX. — J'ai suralimenté également plusieurs crapauds avec de la viande de veau et comparativement avec du thymus de veau ; le résultat était le suivant :

Poids en grammes :	Carnivores		Thymophages	
	♂	♀	♂	♀
Avril 10	64	127	66	138
» 11	72	121	68	130
» 13	67	125	64	133
» 16	68	136	68	125
» 18	76	128	77	130
» 24	74	127	73	130
» 27	80	133	76	131
Mai 3	80	136	78	142
» 7	78	138	75	142
» 9	82	140	78	142

Chaque crapaud recevait journellement par gavage soit deux grammes de muscles soit autant de thymus. On voit que la thymophagie n'a pas influencé le poids des animaux autrement que la nourriture carnée ordinaire ; nous avons pourtant constaté une influence dans ce sens chez les rats (§ 30) ; il est probable que la composition du « ris de veau » doit être vraiment trop étrangère à l'organisme des crapauds pour pouvoir agir autrement qu'en qualité de simple nourriture protéique, pareille à une autre « viande ».

A un autre point de vue, cette expérience concorde avec ce que nous avons vu chez les rats carnivores et thymophages : le thymus de tous les crapauds de cette expérience était également très fortement lymphoïdique, l'épithélium en repos dans les deux cas, mais avec présence de cellules muqueuses. Absence de pseudomyoïdes globuleux, mais quelques vraies fibres myoïdes dans la partie périphérique du thymus des deux crapauds à la viande.

J'ai également essayé *in vitro* le pouvoir cytolytique du thymus des crapauds :

Exp. L. — Les quatre thymus de deux crapauds adultes sont triturés avec du sable fin dans de la liqueur physiologique ; la trituration est filtrée et ajoutée, à parties égales, à une émulsion cellulaire des thymus d'un troisième crapaud, obtenue par dissociation. On laisse le mélange à la température ambiante (18°) durant trois heures dans un récipient paraffiné. Après ce laps de temps on constate :

	Mélange	Emulsion de contrôle
Lymphocytes normaux	43	190
— pycnotiques	65	25

Répétée avec de l'émulsion de contrôle diluée 1 : 2 avec de l'eau physiologique, l'expérience donne :

	Mélange	Emulsion de contrôle
Lymphocytes normaux	34	95
— pycnotiques	117	36

Le thymus du crapaud possède donc une action cytolytique assez puissante par rapport aux lymphocytes. Par suite de difficultés techniques, l'expérience n'a pu être faite sur des têtards.

Exp. LI. — Pour achever la série d'expériences sur le crapaud adulte, je dirai que des injections de carmin, de vermillon, de Rouge Neutre

ont donné par rapport au thymus les mêmes résultats en principe que chez le têtard : quand la substance était injectée dans la proximité du thymus, on y retrouvait un certain nombre de grains localisés dans le tissu conjonctif périlobulaire et quelques grains dans le parenchyme même, mais pas dans les cellules épithéliales. Les injections sous la peau du dos ne donnent aucun résultat, excepté pour le Rouge Neutre qui colore *in vivo* les inclusions des phagocytes thymiques.

Chap. III. — Évolution du thymus des Batraciens

§ 60. — Activité de l'organe chez le têtard et l'adulte

De toutes les expériences sur le crapaud adulte, représentant ici la première classe de vertébrés terrestres — les batraciens, nous pouvons tirer l'enseignement général concernant une identité fonctionnelle du thymus du crapaud et de celui des vertébrés supérieurs. Les images histologiques du thymus des batraciens adultes l'apparentent d'une manière indiscutable à l'organe correspondant des amniotes ; il présente le facies lymphoïdique, ainsi que l'état délymphoïdisé, son épithélium est fonctionnel, son activité connective présente des formes comparables.

Les choses sont autres chez le têtard. Ici, pour la première fois, nous rencontrons la disposition externe de l'organe chez un animal libre, disposition que nous faisait prévoir le développement embryonnaire des types supérieurs. Le thymus naît de l'endoderme, de l'épithélium du tube digestif chez les amniotes ; chez le têtard nous le voyons, durant un temps très court, il est vrai, constituer un organe directement annexé à la partie antérieure du tube digestif. L'organe joue-t-il un rôle quelconque pendant cette période ? Toutes les probabilités sont contre cette supposition — l'état essentiellement transitoire de l'organe externe en premier lieu. Pour pouvoir étudier l'organe externe à un état non transitoire, il faudra nous adresser à un type de vertébrés encore plus inférieur — au poisson.

Le thymus du têtard devenu interne ne présente que peu de signes d'activité épithéliale. Mais une forme d'activité — commune à tous les thymus jusqu'ici vus, dans la période embryonnaire — s'y manifeste : c'est la production de lymphocytes. Un thymus embryonnaire d'amniote est un thymus d'animal suralimenté possédant autant de nourriture qu'il

en a besoin, assimilant sans relâche — d'où la fonction lymphocytogénique, d'où l'aspect lymphoïdique, d'où le développement même de l'organe, consistant précisément dans la lymphoïdisation de l'ébauche épithéliale. Car les « déterminantes » de la vie embryonnaire sont les mêmes que celles qui régissent la vie hors l'œuf et hors l'utérus. L' « Entwikelungsmechanik » spéciale de l'embryon ne saurait être autre chose que la « mécanique biologique » générale. Mais le têtard n'est pas dans les conditions idéales de l'embryon dans l'œuf. Son vitellus rapidement épuisé, il doit rechercher sa nourriture et ici nous le trouvons dans des conditions biologiques en tout comparables à celles d'un poisson.

Le thymus des têtards est donc en un état fonctionnel non typique pour les batraciens ; le thymus typique de ce groupe ne se rencontre que chez l'adulte, chez qui, comme nous l'avons vu d'autre côté, l'organe est physiologiquement comparable à celui des sauropsidés et même celui des mammifères. Notons que, comme chez ces derniers, on ne voit jamais l'absence complète du thymus, aussi vieux ou aussi inanitié que soit le crapaud que l'on étudie. De même, ce sont deux formes de régression thymique que l'on observe : dans la plupart des cas, en été, on a affaire à un organe lymphoïdique, bien que ses lobules peuvent être divisés et éloignés l'un de l'autre par du tissu conjonctif infiltré de graisse. Au contraire, à l'automne avancée, en hiver et surtout au début du printemps, l'organe est délymphoïdisé, vascularisé et fortement pénétré de tractus conjonctifs ; il est aussi entouré de tissu cellulaire lâche. On voit donc qu'il existe chez ces vertébrés également une périodicité dans l'évolution de l'organe et nous pouvons en conclure que cette périodicité, qui se retrouve jusque chez les mammifères en liberté, est un caractère très général de l'activité physiologique du thymus, activité qui est en rapport intime avec les conditions biologiques générales de l'existence de tel ou tel autre type de l'embranchement.

§ 61. — Le milieu ambiant et la nutrition

Puisque nous avons rapproché la biologie des têtards de celle des poissons, je dois exposer en quelques mots les travaux de Pütter, qui sont en rapport direct avec cette question. Ceci nous permettra d'envisager les conditions de nutrition chez le têtard sous un nouveau point de vue et constituera en même temps une introduction à l'étude du thymus des poissons.

Avant les recherches de Pütter, l'opinion généralement admise considérait la préhension de particules alimentaires solides comme mode de nutrition exclusif de tous les animaux — terrestres ou aquatiques — les parasites astomes mis à part. Autrement dit, on admettait que l'activité assimilatrice du tube digestif proprement dit était une condition *sine qua non* de l'alimentation de tous les métazoaires, quelques types parasitiques exceptés.

L'auteur cité, par une série de travaux d'expérimentation et d'interprétation biologique de données déjà acquises par d'autres auteurs, a mis en lumière la non-suffisance évidente de la somme d'aliments absorbés sous la forme solide — même comme plankton — à établir l'équilibre organique des animaux aquatiques. Dans certains cas mêmes (jeunes saumons par exemple), on avait constaté une augmentation du poids de l'animal sans que celui-ci prenne aucune nourriture formée. Pour l'auteur, il s'agit dans tous ces cas d'une utilisation de substances nutritives dissoutes dans l'eau où vivent ces animaux. La présence de ces substances a été constatée par des analyses de l'eau de mer et leur existence est non moins certaine dans l'eau douce des lacs et des rivières ; ce sont principalement les produits solubles de la désagrégation d'éléments d'origine végétale qui sont directement assimilables par le poisson. Quelle est la voie que suivent ces substances ? Pütter se prononce nettement pour l'osmose à travers l'épithélium branchial et ceci surtout étant donné la faible concentration sous laquelle se trouvent dans l'eau les substances assimilables, ce qui nécessite l'utilisation d'un grand volume de liquide, supérieur à celui auquel peut donner passage l'intestin.

Ne pouvant pas entrer dans le détail de l'argumentation, je renvoie le lecteur aux travaux originaux [1] ; il me suffit ici de pouvoir noter l'existence, en ce qui concerne l'assimilation des aliments chez les animaux aquatiques, d'une voie autre que celle du tube digestif. Le rôle biologique que joue cette voie est considérable. Sans parler de la constatation histologique faite autrefois par Dohrn, Davy et même J. Müller concernant l'absorption du vitellus par les branchies externes des embryons de sélaciens, on sait que la quantité de particules solides absorbées par les alevins est minime d'après l'étude de leur contenu stomacal.

Les coupes à travers les têtards jusqu'au stade de 10 à 15 mm. ne montrent qu'une quantité insignifiante de particules solides (algues

1. V. Bibliographie : Pütter, Lohmann, Lipschütz, Wolff.

vertes, diatomées, bactéries) absorbées ; l'estomac et l'intestin sont surtout remplis de mucus ; on ne peut pas penser à une grande consommation d'infusoires ou de rotifères, les derniers devant laisser des traces sous forme de leur appareil masticateur ; les infusoires peuvent être, il est vrai, digérés rapidement sans laisser de résidus, mais dans le grand bassin à renouvellement continuel d'eau de Durance, où je faisais l'élevage de têtards, il n'y avait que très peu d'infusoires.

Dans ces conditions, je ne doute pas que la principale partie de l'alimentation des têtards a été tirée par eux des substances organiques solubles contenues non seulement à l'état de « traces » dans l'eau du Canal de Marseille. Nous avons vu que les expériences directes sur la facilité avec laquelle les branchies offrent passage à certaines substances, apportent des arguments positifs en faveur de cette manière de voir. Nous ne perdrons pas de vue ces données en interprétant le rôle biologique du thymus chez les poissons.

B. POISSONS

Chap. I. — Morphologie générale du thymus des Téléostéens et Sélaciens

§ 62. — Anatomie

Les poissons osseux et les Elasmobranches — les deux types de poissons parfaits que j'ai eu l'occasion d'étudier — présentent en principe la même disposition du thymus ; mais, tandis que chez les Téléostéens l'organe est externe durant toute la vie, il ne l'est pas pendant la vie embryonnaire chez les Elasmobranches. Chez les premiers, une des faces de l'organe n'est séparé du milieu ambiant que par une couche épithéliale simple, couche que l'on peut avec raison considérer comme constituant une des parties de l'organe même ; chez les seconds, le thymus s'isole dans l'épaisseur des tissus, tout en étant disposé dans le voisinage immédiat des branchies ; à ce point de vue, les Sélaciens présentent une disposition qui s'éloigne du type poisson et se rapproche de celui des têtards.

Pour retrouver l'organe des Téléostéens, il suffit de rabattre en avant l'opercule branchial : le thymus est à nu — dans le coin postéro-supérieur de la cavité branchiale. Le plus souvent, il tranche par sa blancheur laiteuse sur l'épithélium irisé environnant ; parfois, quand l'organe est en régression, il est peu visible et se confond avec la graisse qui l'entoure.

Alors, une dissociation sur fond noir des lambeaux de tissu prélevés permettra de reconnaître les îlots thymiques du tissu banal des environs.

La place occupée dans la partie supérieure de la loge branchiale varie avec les diverses espèces : tantôt le thymus est plus en haut, tantôt plus en arrière ; les croquis de quelques espèces de la Méditerranée permettront de se faire une idée de ces variations (fig. XXXV à XL).

C'est chez le Juscle (*Maena jusculum*) que le thymus est le mieux exposé. J'ai toujours retrouvé l'organe chez cette espèce sans la moindre hésitation, grâce à la fixité de sa place et sa couleur généralement tranchante ; aussi ai-je choisi cette espèce, commune en toute saison, comme objet d'études détaillées et d'expérimentation physiologique.

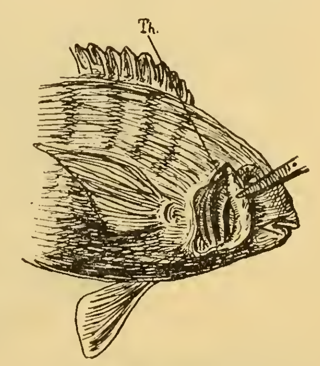


Fig. XXXV. Disposition du thymus (*th.*) chez *Sargus annularis*. 1/2 gr. nat.

Chez les Sélaciens, le thymus est plus caché et il est nécessaire, pour pouvoir l'aborder, d'inciser les parois du corps au niveau des fentes externes : on voit alors l'organe sous forme de petites masses blanchâtres disposées entre les muscles dorsaux au-dessus des canaux branchiaux ; cette disposition ne varie guère, qu'il s'agisse de pleurotrèmes (squales) ou de hypotrèmes (raies). D'après les espèces, le thymus peut être plus confluent ou au contraire présenter une lóbulisation assez distincte ; dans ce cas, on constate aisément que les agglomérations thymiques correspondent aux fentes branchiales et sont donc métamériques.

Une constatation de ce genre ne peut être faite chez les Téléostéens où le thymus de chaque côté du corps est régulièrement composé par une masse, qui n'offre jamais de divisions internes. L'organe s'enfonce, il est vrai, chez certaines espèces, dans la profondeur des tissus, mais sans quitter jamais ses relations directes avec l'épithélium externe.

Ainsi, chez les deux types de poissons nous voyons réalisées les deux dispositions primitives du thymus, — primitives d'après ce que nous enseigne l'étude embryologique chez les vertébrés plus élevés en organisation : d'un côté, chez les Téléostéens, l'organe est externe, mais ne présente pas de branchiomérie ; de l'autre — chez les Sélaciens — il est métamérique, mais isolé de l'extérieur. Ni le premier ni le second ne nous offrent

la disposition primitive à laquelle on serait en droit de s'attendre ; nous verrons que, pour la retrouver, il nous faudra descendre l'échelle des vertébrés encore d'un échelon.

§ 63. — Vaisseaux, lymphatiques, nerfs.

La vascularisation du thymus des Téléostéens est réalisée d'une manière très simple : il n'y a qu'une face de l'organe qui sert en même temps à la pénétration des artères et des veines, qui s'unissent au centre de l'organe par un système de capillaires. Cette face est la face interne de l'organe, car on ne voit pas de pénétration de vaisseaux sur les faces latérales, quoique l'on y constate la pénétration du tissu conjonctif (notamment, à la limite entre le parenchyme proprement dit et l'épithélium externe). La vascularisation est donc unilatérale et rappelle à ce point de vue la disposition vasculaire dans certains lobules de mammifères, avec leur hile.

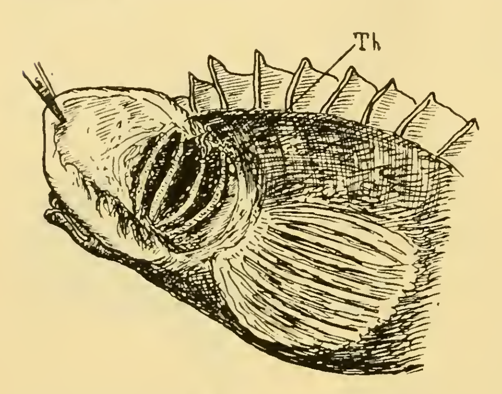


Fig. xxxvi. Disposition du thymus (*th.*) chez *Scorpaena porcus*. 1/2 gr. nat.

La vascularisation du *Scyllium Catulus* a été suivie par moi sur coupes, qui permettent de constater facilement l'indépendance vasculaire de chaque thymus métamérique ; une artériole principale et une veinule pénètrent dans l'organe et la distribution à l'intérieur de chaque follicule est des plus simples.

Je n'ai pas remarqué chez les poissons une vascularisation plus ou moins abondante, selon les états physiologiques dans lesquels se trouve l'animal.

Le système lymphatique du thymus peut être mis en évidence chez le Juscle par une simple injection intrathymique. Comme dans toute la série des vertébrés, l'organe est entièrement de nature lymphatique, dans ce sens qu'il ne présente pas de voie différenciée pour la lymphe ; il se remplit entièrement par l'injection, ce qui prouve que tous les échanges organiques avec la lymphe s'y font, non par osmose à travers les parois plus ou moins perméables, mais directement, par une sorte de lavage lymphatique, une dissolution continue par le liquide interstitiel de toutes

les substances élaborées, dès que celles-ci quittent la cellule. C'est la lymphe, en même temps, qui sert de véhicule aux éléments cellulaires libres, qui entrent ou quittent le thymus. Une seule catégorie de produits thymiques pourrait — chez les Téléostéens — ne pas être entraînée dans la circulation générale : c'est a elle qui, étant élaborée par l'épithélium-frontière, serait déversée directement à l'extérieur.

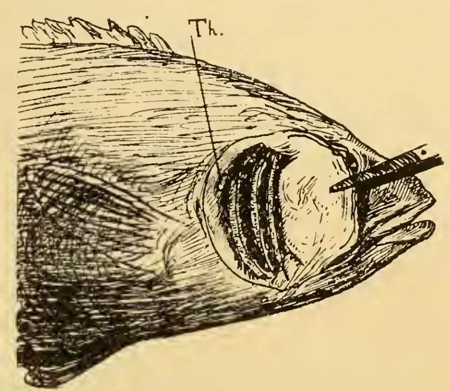


FIG. XXXVII. Disposition du thymus (*th.*) chez *Pagellus erythrinus*. 1/2 gr. nat.

Les relations du thymus avec le système lymphatique général se font par les troncs collecteurs céphaliques superficiels qui, à leur tour, s'abouchent avec les troncs lymphatiques latéraux du corps (SAPPEY, TROIS). D'autre côté, quand on injecte la masse dans le thymus, on constate qu'elle pénètre aisément dans les branchies. Cette communication des plus directes entre le thymus et les branchies me semble avoir une importance physiologique de premier ordre.

Une injection lymphatique chez Scyllium donne des résultats également intéressants : après avoir rempli le thymus isolé, la masse pénètre dans les deux feuillets branchiaux correspondants à la fente à laquelle est annexé le thymus piqué. Si on continue à injecter, la masse rétrocède et remplit un collecteur céphalique métamérique ; après cela, seulement, on voit s'injecter un autre thymus isolé.

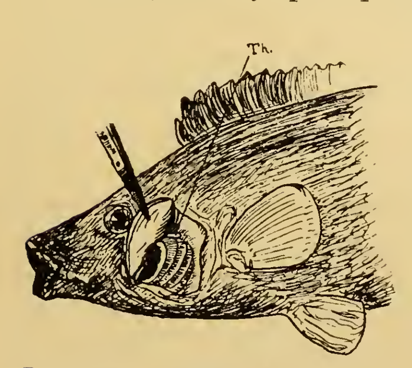


FIG. XXXVIII. Disposition du thymus (*th.*) chez *Crenilabrus pavo*. 1 2 gr. nat.

Les nerfs du thymus du Juscle se colorent par le Bleu de Méthylène vital dans l'organe quelque peu dissocié; je n'ai jamais vu d'éléments nerveux dans la face épithéliale externe de l'organe, — éléments qui, pourtant, s'ils existaient, devraient se colorer, semble-t-il, en premier lieu. Les filets nerveux, que l'on aperçoit, pénètrent avec le tissu connectif et les vaisseaux surtout du côté interne et antéro-supérieur de l'organe. On les voit se diriger

vers la surface épithéliale de l'organe, mais ils se divisent à moitié-chemin et se perdent dans l'intérieur du thymus. Le mode de leur terminaison n'a pu être observé. Quelques essais de coloration de nerfs au Bleu de Méthylène ne m'ont pas donné de résultats chez le Chat de mer. Sur des thymus du même poisson traités par la méthode de Golgi on constate la présence de filets ramifiés procédant du côté interne de l'organe. Dans un cas, j'ai cru voir une terminaison hédériforme appliquée sur l'épithélium externe, mais il m'est difficile d'en affirmer la nature nerveuse.

Chap. II. — **Éléments constitutifs et leur genèse**

§ 64. — L'organisation du thymus

Les thymus externes que nous avons eu l'occasion de voir jusqu'ici n'étaient que des organes d'embryons ou de larves purement épithéliaux. Chez les Téléostéens nous voyons un thymus externe lymphoïdique. En effet, derrière la couche épithéliale simple qui forme le revêtement de l'organe du côté de l'extérieur, nous voyons se presser une foule de petites cellules, que nous reconnaissons sans peine comme présentant tous les caractères des lymphocytes de la circulation générale et d'autres organes lymphoïdes (rate, rein, etc.). Mais l'épithélium ne se borne pas à former la couche simple dont nous venons de parler : unis par des prolongements syncytiaux à cette couche, nous voyons, à l'intérieur de l'organe, d'autres cellules présentant le même noyau épithélial, le même protoplasma abondant, bien qu'à prolongements plus développés.

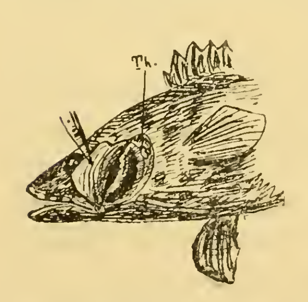


Fig. XXXIX. Disposition du thymus (*th.*) chez *Serranus scriba*. 1/2 gr. nat.

Ce ne sont pourtant pas les seuls éléments sessiles du thymus ; à côté d'eux nous voyons d'autres cellules à prolongements étoilés, mais à noyaux plus riches en chromatine, à plasma moins abondant et plus acidophile. Elles sont unies par leurs prolongements non pas à l'épithélium, mais aux adventices des vaisseaux et aux nombreuses travées conjonctives de l'organe.

On a pu prétendre que le thymus des poissons est strictement limité du côté du corps et du tissu conjonctif qui l'environne ; on a dessiné une membrane conjonctive qui définit un « adhuc et non ultra » pour le thy-

mus. Ceci, certainement, ne correspond pas à la réalité. Sur toute coupe colorée par un bon colorant du connectif, on voit que la prétendue membrane envoie des prolongements de mêmes affinités dans le sein du thymus, — prolongements qui constituent des travées rudimentaires et correspondent chacun à une ondulation, une courbe de la membrane « limitante ». Les vaisseaux, qui pénètrent nombreux dans le thymus, ne percent pas seulement cette membrane, mais s'enveloppent de ses éléments et entrent dans le thymus avec un cortège de cellules connectives. Nous verrons plus bas que cette présence d'éléments du troisième feuillet se rencontre dans le thymus des poissons à un stade très jeune.

La nature des cellules sessiles — à prolongements — du thymus des poissons est donc double comme celle des éléments correspondants chez tous les vertébrés étudiés, sans exception. Ils forment deux réticulums à texture différente : il existe un syncytium épithélial composé par des éléments à plasma large et confluent, à mailles irrégulières ; il existe également un réticulum connectif formé par des cellules à prolongements longs et fins, fibrillaires, à mailles petites, mais assez régulières. L'un est en relations directes avec la couche épithéliale externe, l'autre provient du mésenchyme général et conserve ses connexions avec les vaisseaux et les travées des côtés internes et latéraux de l'organe. Il est à remarquer que les prolongements ultimes de ces deux formations s'enchevêtrent sans être en continuité les uns avec les autres ; ceci se voit très bien sur coupes épaisses dissociées. D'autre côté, notons qu'il existe également dans le thymus des poissons des cellules lymphoïdes à prolongements du même type que celles que nous avons vues chez les autres vertébrés.

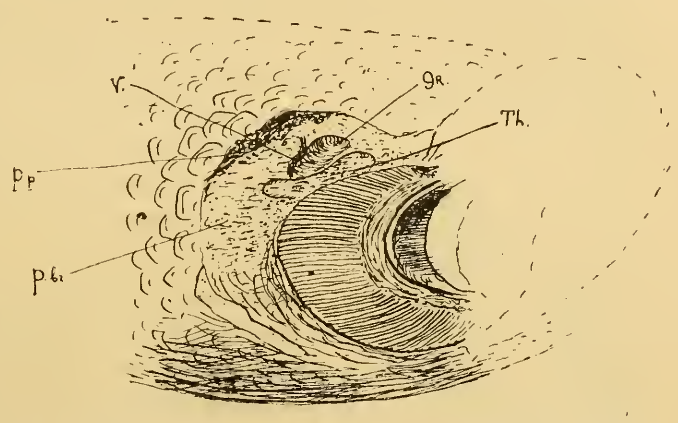


FIG. XL. Disposition du thymus chez *Maena jusculum*, × 2. Th. — thymus, Gr. — graisse périthymique, V. — vaisseau vu par transparence. P. p. — pigmentation, p. br. — pellicule brillante.

Le thymus des Téléostéens est bipolaire par rapport aux tissus qui le

composent et dont chacun prend naissance à une des faces de l'organe; à ceci près, les mêmes dispositions se retrouvent chez les Sélaciens : l'organe de ceux-ci étant isolé au milieu de mésenchyme et ne conservant pendant une durée du développement embryonnaire qu'un pédicule épithélial, est envahi de tissu connectif de tous côtés, mais les relations entre le connectif et l'épithélium répondent à la description faite pour les Téléostéens.

§ 65. — La structure fine des éléments épithéliaux

Parmi les éléments épithéliaux, il nous faut distinguer, chez les poissons, deux types — la cellule de la bordure périphérique (des Téléostéens) et celle du syncytium interne. La première possède deux faces parallèles, par pression de cellules voisines dans la bordure. Sa face interne se prolonge en coin et est en connexion avec une cellule du syncytium. Sa face externe, baignée par le milieu ambiant, possède une différenciation protectrice : en coupe, nous la voyons tantôt hérissée d'une série de bâtonnets, rappelant la bordure en brosse, tantôt cette face porte un épaississement homogène et acidophile. Cette structure ne devient compréhensible, qu'à condition d'observer ces cellules à plat : on voit alors que la face externe porte des saillies dont la disposition devrait être appelée concentrique, s'il ne s'agissait pas de carrés, rectangles ou polyèdres (selon le cas) emboîtés les uns dans les autres (fig. xli). Le rôle physiologique de ces épaississements, qui rappellent la structure de certaines écailles, n'est pas bien clair, il s'agit probablement, comme je l'ai dit, d'une formation protectrice. D'ailleurs, cette structure s'observe sur beaucoup d'éléments de la cavité branchiale, non seulement sur ceux du thymus.



Fig. xli. Cellules épithéliales externes du thymus de *Maena jusculum*, avec leur renforcement polyédrique, de face, en coupe et vu obliquement. Apochr. 2 mm. Oc. comp. 6.

Les cellules ainsi constituées ne sont pas les seules que l'on observe à la superficie du thymus. A côté d'elles on voit souvent des cellules globuleuses faire saillie à l'extérieur ; leur contenu présente les réactions du mucus ; elles finissent par se vider au dehors. A côté, on peut suivre dans des cellules du même type le processus de l'élaboration de mucus : appa-

rition de grains au milieu du plasma, refoulement du noyau devenu foncé et contracté au fond de la cellule, formation des stries métachromatiques entre les grains, gonflement du contenu cellulaire en boule — métachromatique également, — enfin, déhiscence de la membrane simple qui la limite du côté de l'extérieur et déversement du mucus. Ces cellules, non plus, ne sont pas caractéristiques pour l'épithélium thymique : on les rencontre dans tout l'épithélium de la cavité branchiale.

Cependant, il existe encore une catégorie de cellules dans cette couche externe et cette catégorie ne se rencontre que dans l'épithélium-frontière du thymus, — rarement dans son voisinage immédiat, quand une infiltration lymphoïde diffuse existe autour de l'organe. Ce sont des cellules épithéliales à noyau typique, qui ne se distingueraient pas des autres, si avec une bonne technique on n'apercevait pas des différenciations spéciales dans leur plasma. Comme il est difficile d'obtenir sur coupe transversale une seule couche d'éléments de l'épithélium externe, cette cellule passe le plus souvent inaperçue, masquée par les éléments à colorabilité plus accentuée du voisinage. La réticulation de son plasma est prononcée, celui-ci est plus clair que dans les autres cellules de la bordure externe. Mais, ce qui est le plus remarquable, c'est la présence dans ses mailles internes de grains réguliers neutrophiles et sidérophiles. Ceci est le stade initial, car on voit des cellules analogues sans structure interne, à noyau plus vésiculeux, remplies de grains de mêmes affinités, mais plus nombreux (fig. 10, pl. III). On n'observe jamais de déhiscence de cette cellule : les grains peuvent disparaître, laissant un corps cellulaire vide, à mailles polyédriques, mais nettement limité du côté de l'extérieur par une très fine pellicule. Cette circonstance, toutes les affinités des grains, le port général de la cellule et l'aspect du noyau — non foncé et excavé, mais vésiculeux avant et anguleux à la fin — différencie complètement cette cellule d'une cellule mucigène. Il faut remarquer que ces éléments particuliers de l'épithélium externe sont plutôt rares et se rencontrent beaucoup plus souvent chez le jeune que chez l'adulte ; on constate avec les fixateurs à l'osmium l'existence de très fines mitochondries dans cette cellule, au stade initial.

C'est également des mitochondries extrêmement fines que l'on voit dans les cellules épithéliales du syncytium interne du thymus. Ici, en bas de l'échelle des vertébrés, nous constatons, en ce qui concerne le chondriome thymique, l'extrême de la tendance déjà notée — savoir, la diminution du volume des mitochondries de la cellule épithéliale du thymus

au fur et à mesure que l'on s'éloigne des mammifères. Chez les poissons, on peut parler d'une véritable poussière de mitochondries.

Dans les mêmes cellules de l'épithélium interne nous observons des images de sécrétion, des mailles remplies de grains. Mais on assiste, chez les poissons, à un fait remarquable : c'est chez le poisson jeune et le poisson fraîchement pêché que l'on voit le maximum des signes d'activité épithéliale dans le syncytium thymique. Au contraire, c'est chez le poisson âgé (gros) et celui qui a séjourné longtemps dans les bacs de l'aquarium qu'on voit le moins de phénomènes de sécrétion, de modifications fonctionnelles de l'épithélium thymique, tels que corps d'Hassal, etc. Cette observation inattendue, qui empêche de suivre l'évolution du chondriome par l'expérimentation physiologique, et qui a été faite maintes fois chez le Juscle, le Sarran, le Rascasse, confirmée chez le Chat de mer, va à l'encontre de tout ce que nous avons vu jusqu'ici chez les vertébrés supérieurs, les batraciens compris et excepté peut-être les têtards. Chez les poissons nous assistons à un renversement de l'ordre habituel des phénomènes qui se passent dans l'épithélium thymique.

C'est chez le jeune poisson que nous rencontrons des cellules épithéliales à grains qui présentent les mêmes affinités, d'une part que les grains déjà décrits de la bordure externe, de l'autre, que les grains de sécrétion thymique observés chez les vertébrés supérieurs. Nous rencontrons ici également les figures habituelles des modifications fonctionnelles : des corps d'Hassal paucicellulaire comme chez tous les vertébrés inférieurs en général ; des cellules géantes disposées de préférence près de la bordure externe ; d'autre côté, les cystes que l'on rencontre sont rares et peu volumineux, en voie de destruction par des phagocytes ; mais, en revanche les pseudomyoïdes concentriques se voient souvent.

Au contraire, chez le gros poisson, les signes de sécrétion — aussi bien dans la bordure (chez les Téléostéens) que dans le syncytium interne — sont des plus rares ; des cystes volumineux sont en voie de comblement, quelques pseudomyoïdes et — quand il en existe — de vrais lambeaux musculaires sont en lente destruction.

Encore une particularité est caractéristique pour le thymus des poissons et sa valeur est telle que nous ne pouvons plus considérer le thymus de ces derniers comme physiologiquement homologue à celui des autres vertébrés : on ne voit pas de processus délymphoïdisation dans le thymus des poissons. Les signes de destruction lymphocytaire sont des plus rares ; jamais on n'observe, même dans les conditions expérimentales, de pycnose en

masse de lymphocytes. La régression thymique, même chez l'animal tenu longtemps en aquarium, n'apparaît que sous forme d'une substitution scléreuse (ou — selon le cas — graisseuse) qui entre en jeu après une diminution notable de l'épithélium et qui entraîne une disparition graduelle des lymphocytes et du réticulum connectif proliférant. La cytolyse thymique, si caractéristique ailleurs, semble être inexistante chez les poissons.

Avant de chercher d'expliquer ces particularités par l'expérimentation, adressons-nous au développement des poissons qui nous donnera quelques indications à ce point de vue.

§ 66. — Développement

Pour éviter toute influence des conditions de la vie confinée, je me suis adressé non pas aux poissons élevés en aquarium, mais aux alevins, que l'on peut pêcher au mois de mai avec un filet à plankton dans les criques protégées des îles d'If, Ratonneau, etc., du golfe de Marseille. Il est vrai que, pour la détermination des espèces, on est obligé ici de se fier aux dires des pêcheurs. Je décrirai ici le développement des alevins du « Juscle », dont les essaims sont nombreux.



Fig. xlii. Juscle de 4 mm., pénétration de connectif dans le thymus. Obj. E. Oc. comp. 6.

Les plus petits exemplaires (4 mm.) possédaient encore des restes de vitellus : leur thymus se voyait au-dessus du point d'attache supérieur des branchies et était composé par une double couche épithéliale à prolongements internes entre lesquels on voyait déjà des lymphocytes ; de nombreuses cellules connectives étaient appliquées à cette ébauche et avaient — fait à noter — pénétré entre l'épithélium et les cellules lymphoïdes en s'appliquant au premier, comme s'il s'agissait d'un simple épithélium de la cavité pharyngienne non lymphoïdisé (fig. xlii). On reconnaît sans difficulté que les lymphocytes naissent au dépens des éléments connectifs qui s'arrondissent et se libèrent ; il n'existe aucun signe d'immigration, non plus que des cellules intermédiaires comme aspect entre l'épithélium et les lymphocytes.

Des alevins de 6 mm. possèdent un organe où la même relation entre les éléments est conservée. La population lymphocytaire est déjà plus dense et chez l'embryon de 9 mm. l'organe acquiert un volume énorme par rapport à la masse totale du corps (fig. XLIII). La grande quantité de lymphocytes cache la structure des cellules épithéliales et ce n'est qu'avec difficulté qu'on réussit à distinguer la structure fine de celles-ci. Mais, déjà au stade de 6 mm., on voit des cavités cystiques dans le thymus, qui témoignent d'une activité fonctionnelle de son épithélium et on remarque des cellules à grains spécifiques dans l'épithélium externe. Dans les alevins de 9 mm., l'épithélium syncytial interne, né au dépens des prolongements de la couche extérieure, montre des stades de sécrétion très nets et on y voit déjà des corps concentriques connectifs, car la vascularisation du thymus est constituée à ce moment et il est pénétré de connectif qui superpose son réticulum aux éléments épithéliaux.

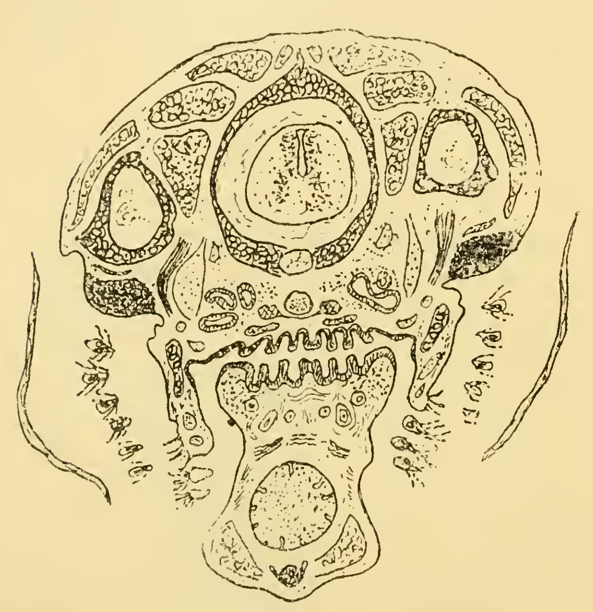


FIG. XLIII. Juscle de 9 mm. Coupe au niveau du thymus. Obj. a_2, Oc. 2.

Chez les alevins plus âgés — 12 et 15 mm. — rien de particulier à signaler : l'organe a déjà acquis ici son aspect habituel et on le verra sous cet aspect — décrit au paragraphe précédent — jusqu'à chez les Juscles de 12 à 13 cm. Mais, à partir de cette grandeur et jusqu'à celle de 15 cm., on assiste à la régression thymique — l'organe devient de moins en moins lymphoïdisé et en même temps les signes de son activité épithéliale manquent de plus en plus. Il est souvent entouré de graisse et même divisé en plusieurs parties par celle-ci et la sclérose connective. On voit que la régression thymique est prononcée chez les poissons et ceci sous une forme spéciale qui réunit les caractères des formes lymphoïdes et délymphoïdisées décrites dans la première partie de ce travail : l'organe

est délymphoïdisé et privé d'épithélium en même temps. C'est un mode de régression qui mérite le nom déjà employé (§ 21) de régression scléreuse.

Je n'ai pu étudier qu'un nombre restreint d'embryons de Sélaciens (Chat de mer) pêchés dans leur « œuf » et qu'on laissait se développer dans l'Aquarium. Je ne décrirai que les deux stades les plus intéressants. Le premier — de 32 mm., possède des thymus encore externes disposés en haut des canaux secondaires des fentes branchiales (fig. XLIV) ; l'organe est encore épithélial, mais on assiste à la pénétration précoce du connectif — si bien remarquée par DOHRN sur un stade correspondant d'Acanthias — et à la multiplication de ces derniers éléments (fig. XLV). Il n'y a pas de doute qu'ici aussi, malgré l'opinion de BEARD, les lymphocytes proviennent du connectif et non de l'épithélium.



FIG. XLIV. Chat de Mer. Embr. de 32 mm. Coupe au niveau du thymus. Obj. a_2, Oc. 2.

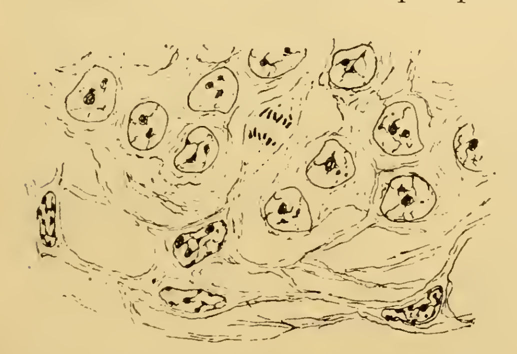


FIG. XLV. Chat de Mer. Embr. de 32 mm. Pénétration et multiplication du connectif. Apochr. 2 mm. Oc. comp. 6.

Chez un embryon plus âgé (46 mm.), mais encore à branchies externes, le thymus devient disposé à l'intérieur des tissus en perdant ses connexions avec la paroi des canaux branchiaux ; il se divise en follicules secondaires et est déjà fortement lymphoïdisé (fig. XLVI). On voit à ce stade — à côté des images de

multiplication lymphocytaire — des images de sécrétion épithéliale.

Il est à noter qu'en général le phénomène d'englobement est rare chez les poissons et, qu'à ce point de vue aussi, leur épithélium présente une particularité fonctionnelle, car la sécrétion semble être amorcée sans destruction de lymphocytes.

Chez les jeunes Chats de mer, les images de sécrétion persistent (7 cm.); plus tard, on ne les trouve que rarement et chez les grands Scyllium de 20 cm. et plus le thymus est en régression scléreuse et même partiellement remplacé par de la graisse. Je n'ai pourtant pas rencontré d'exemplaires de Sélaciens qui soient complètement privés de thymus, tandis qu'au contraire, chez les Téléostéens, j'ai parfois vainement recherché l'organe chez *Labrus* et *Conger*.

Chap. III. — **Histophysiologie**

§ 67. — La fonction thymique chez les poissons

L'aspect du thymus chez les poissons durant leur développement confirme l'existence des particularités fonctionnelles de leur épithélium ; l'expérimentation pourra apporter ici quelques précisions.



Fig. XLVI. Chat de Mer. Embr. de 46 mm.; thymus divisé en lobes. Obj. A. Oc. 2.

Exp. LII. — J'ai essayé la thymectomie chez ce type inférieur de vertébrés. L'opération a été pratiquée sur le Juscle : avec une pincette on enlevait le thymus des deux côtés, ce qui se laisse faire assez facilement quoi qu'il soit nécessaire de s'y reprendre parfois à plusieurs reprises : le saignement ne permet pas de voir immédiatement si on a enlevé tout l'organe et il faut éviter que le poisson reste trop longtemps hors de l'eau. Le Juscle supporte assez bien les

interventions opératoires — il n'en est jamais mort le jour même. Pourtant, plusieurs ont été trouvés morts le lendemain, probablement à cause de la perte sanguine ou des lésions de nerfs, qui ne peuvent pas toujours être évitées. En même temps on a enlevé à quelques Juscles le thymus d'un seul côté, et, dans la seconde expérience, on leur faisait une plaie de contrôle (incision profonde dans la région du thymus, sans enlever celui-ci).

Dans la première expérience les animaux ont été nourris (moules hachées); dans la seconde on les a laissés sans nourriture formée. Des étiquettes permettaient de distinguer les poissons, qui vivaient avec d'autres Juscles de contrôle dans un bac de l'aquarium de Laboratoire Marion. Tous les jours, on les pesait dans un récipient plein d'eau de mer et taré après chaque pesée.

Ces chiffres de pesées sont donnés dans les tableaux suivants (en grammes) :

Poissons nourris

	THYMECTOMISÉS								UN THYMUS ENLEVÉ		CONTROLE	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Février 10....	46	42	40	50	43	29	50	35	27	45	45	39
» 11....	46	43	36	†	40	28	48	†	27	43	46	38
» 12....	46	40	33		39	26	46		30	44	48	40
» 13....	43	†	†		†	25	45		†	44	48	40
» 14....	†					†	41			45	50	38
» 15....							†			43	48	36
» 16....										44	46	38

Poissons non nourris

	THYMECTOMISÉS							CONTROLES							
								A PLAIE			A UN THYMUS		INDEMNES		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Mars 25................	27	40	42	36	40	35	57	47	40	57	45	30	35	41	50
» 26................	26	39	40	35	†	34	56	46	39	56	43	28	33	39	50
» 27................	24	36	40	35		34	†	†	39	57	43	29	32	39	48
» 28................	24	†	†	33		†			38	56	42	27	32	38	†
» 29................	23			32					38	55	41	28	31	37	
» 30................	†			†					37	55	42	26	31	37	

En comparant ces deux tableaux, on voit que l'opération a pour résultat une mort rapide des animaux sans thymus. Trois poissons opérés sont morts le lendemain même, très probablement d'une lésion ou d'une perte de sang. Sur douze restants,

trois sont morts au sixième jour,
deux — au cinquième jour,
six — au quatrième jour,
et un est mort au troisième jour.

Parmi les animaux de contrôle indemnes, un est mort par cause inconnue dans la deuxième expérience. Parmi les autres Juscles du bac — non pesés — il y a eu aussi quelques morts dans cette expérience. Chez les poissons à qui on a enlevé un seul thymus, il y a eu une mort sur quatre opérés, une mort également sur trois poissons avec blessure de contrôle.

Dans la première expérience, les poissons sans thymus, nourris, ont survécu au total 24 jours, ce qui fait une moyenne par poisson de $\frac{24}{8} = 3$ jours. Dans la seconde expérience le même calcul nous donne un total de 22 jours, c'est-à-dire en moyenne $\frac{22}{7} = 3,1$ jours.

On voit donc que la privation de nourriture (au moins de nourriture formée) n'a pas d'action accélératrice sur la mort des thymectomisés.

Ce résultat, ainsi que la perte de poids, accentué chez les thymectomisés, indique un rôle spécial du thymus dans la nutrition du poisson, sans que l'on puisse dire que ce rôle ait un rapport avec la nutrition par le tube digestif.

Comme conclusion, la thymectomie complète chez le poisson est une opération rapidement mortelle amenant toujours une perte de poids, et ceci sans que l'on puisse dire que la résistance à l'inanition soit diminuée.

En effet, peut-on considérer les poissons de la seconde expérience comme réellement inanitiés ? La perte de poids est normale chez les poissons contenus en aquarium — quelques espèces exceptées — même quand ceux-ci sont bien nourris. Et l'absence de nourriture formée correspond-elle vraiment à une inanition complète ? Cette dernière, semble-t-il, est un état inconnu aux animaux aquatiques, par suite de leur capacité d'absorber les substances normalement dissoutes dans l'eau de mer. A ce point de vue, leur biologie diffère complètement de celle des animaux terrestres.

Les poissons indemnes « inanitiés » m'ont servi à l'étude des effets de

ce jeûne relatif sur le thymus. Leur thymus ne présentait aucune différence notable avec les animaux de contrôle du même poids ; on ne voit pas d'images de délymphoïdisation, — de sécrétion bien prononcée, de pycnose des lymphocytes, de phagocytose connective. Le nombre des corps d'Hassal n'est pas plus élevé que chez les autres Juscles ; il existe quelques cystes, mais peu volumineux, sans bordure en brosse et sans leucocytes à l'intérieur ; peu de plasmodes épithéliaux ; des corps concentriques en désagrégation. Des lambeaux musculaires vrais s'observent de temps en temps. Chez les gros poissons, le thymus subit une substitution graisseuse qui n'est ni plus ni moins prononcée que chez les poissons normaux du même poids. Il semble donc — d'après l'observation et l'expérimentation — que l'organe des poissons ne possède pas de capacité de délymphoïdisation et que sa sécrétion épithéliale n'est pas exagérée dans les conditions du jeûne relatif. Ceci nous explique l'aspect moins fonctionnel du thymus des poissons d'aquarium, par comparaison avec celui des animaux en liberté.

L'étude des organes des poissons sans thymus (— rate, rein, pancréas) n'a pas donné de résultat qui puisse être interprété dans le sens d'un remplacement organique du thymus par un de ces organes.

Exp. LIII. — J'ai tenté une expérience directe concernant le pouvoir cytolytique du thymus chez les poissons, expérience analogue à celles faites avec l'organe des mammifères et des batraciens.

Les thymus des Juscles thymectomisés de l'expérience précédente ont été conservés une heure dans du sérum physiologique, puis triturés avec du sable, la trituration filtrée et ajoutée à une émulsion cellulaire de thymus. Après 3 heures :

	Mélange 1/1	Émulsion eau physiologique
Lymphocytes pycnotiques	42	47
Lymphocytes normaux	55	38

Répétée sur un Chat de mer l'expérience a donné, après trois heures et demie :

	Mélange 1/1	Émulsion eau physiologique
Lymphocytes pycnotiques	48	46
Lymphocytes normaux	40	32

L'expérience directe *in vitro* effectuée dans les mêmes conditions que pour le crapaud donne donc chez les poissons des résultats négatifs. J'en

déduis, en concordance avec les images histologiques, l'absence du pouvoir lymphocytolytique du thymus des poissons. Remarquons que, dans ce dernier organe, si l'on trouve des phagocytes à inclusions, ce sont des éléments toujours libres et les grains inclus ne présentent par la morphologie et les affinités des lymphocytes pycnotiques, mais se rapprochent de grains de pigment : on les voit même sans coloration sous forme de grains sombres dans le thymus dissocié.

L'expérience suivante montre l'absence d'une fonction accumulatrice du thymus et indique qu'il ne joue pas le rôle d'organe excréteur chez les Téléostéens, bien qu'en étant ici en relation avec l'extérieur.

Exp. LIV. — Un Juscle est injecté avec du carmin d'indigo; on ne remarque aucune agglomération d'inclusions colorées dans le thymus en général et son épithélium en particulier. Le même résultat négatif est obtenu avec une injection de carmin.

Un Chat de mer adulte est laissé dans un assez petit récipient plein d'eau à la poudre de carmin ; l'animal très vivace exécute encore de forts mouvements; au bout de deux heures, son thymus est prélevé et, ainsi que des feuillets branchiaux, fixé au formol. On ne trouve aucune trace de carmin, ni dans le thymus, ni dans ses environs ; quelques grains de carmin sont collés aux feuillets branchiaux, mais n'ont pas pénétré à l'intérieur. Cette expérience est négative et — par opposition aux têtards — le Chat de mer adulte n'a pas absorbé le carmin à travers les branchies. Le même résultat négatif est obtenu avec un Juscle de 25 gr. ; pourtant, ici, j'ai trouvé quelques grains de carmin dans les leucocytes des vaisseaux du rein, mais sans pouvoir dire par quel chemin ils y sont arrivés.

Exp. LV. — N'ayant pas pu, par suite de leur fragilité, effectuer la même expérience sur de tout jeunes poissons, j'ai cherché à tourner la difficulté en remplaçant les grosses particules de carmin par les molécules d'un colorant. Pour éviter en même temps la pénétration par le tube digestif, le colorant en poudre est mis sur les branchies d'un Juscle sorti de l'eau et dont le corps est maintenu par un chiffon mouillé. Le poisson reste ainsi en vie près d'un quart d'heure. On le lave ensuite soigneusement à l'eau de mer et étudié par dissociation.

La poudre de Bleu de Méthylène ne donne aucun résultat. Mais avec le Rouge Neutre on constate une coloration très apparente de granulations dans des leucocytes du sang des branchies. Le Vert de Janus, également,

donne une coloration de ces éléments. De même pour l'Éosine, parmi les colorants acides. Le résultat, au contraire, est négatif avec l'Hématoxyline et l'Orcéine.

Donc, la molécule de certaines substances en solution est capable de traverser l'épithélium branchial ; d'autres, au contraire, ne traversent pas les branchies. Je ferai remarquer qu'avec le Rouge Neutre, et lui seul, j'ai constaté une coloration des cellules à inclusions du thymus.

Ces résultats apportent un argument positif en faveur de la manière de voir de Pütter et indiquent le rôle des branchies dans l'absorption de substances dissoutes. Notons que le caractère chimique de ces substances joue ici un grand rôle. Les colorants d'origine organique semblent ne pas pouvoir traverser les branchies. Le Bleu de Méthylène également, à moins qu'il ne soit pas réduit à sa base incolore.

Une autre expérience prouve d'une manière indiscutable ce rôle de la nature chimique des substances, en ce qui concerne leur pénétration à travers l'épithélium branchial.

Exp. LVI. — Le ferment protéolytique actif et les alcaloïdes (ou glucosides) très toxiques du *Broussonetia papyrifera* « n'ont pas incommodé un Maena jusculum » durant un « séjour de six heures dans de l'eau de mer contenant o,1 p. 100 de latex ». 1/5 de la dose de latex contenue dans cette eau de mer tuait un Juscle en trois minutes par injection sous-cutanée et 1/20 de cette dose le tuait en dix minutes (Gerber et Salkind). Il est donc évident que la substance toxique du *Broussonetia* n'a pas pénétré à travers les branchies comme le fait la molécule de certains colorants cités plus haut. Rappelons que A. Dissard et Joseph Noé, dans leurs expériences sur la résistance des poissons aux substances toxiques, ont conclu que le « non passage de ces dernières à travers la branchie tient à leur grand volume moléculaire, conformément à la loi que M. le D[r] Chabrié a signalée pour le filtre rénal ».

Etant donné que les poissons dans ces conditions font non seulement passer l'eau à travers les branchies, mais généralement l'avalent aussi, en petite quantité il est vrai, il est évident que l'épithélium branchial se comporte ici de même que l'épithélium du tube digestif proprement dit.

Par quel mécanisme se produit-elle, cette pénétration à travers les branchies, quand elle a lieu? Est-ce un phénomène de dialyse ou un phénomène vital où l'épithélium joue un rôle actif ? Je ne voudrais pas rallumer, à propos de ce cas particulier, la querelle entre ceux qui croient à la « filtration » de la lymphe, par exemple, et ceux qui préfèrent qu'elle soit

« sécrétée ». Avec PÜTTER je ferai remarquer que deux substances déjà — il est vrai à molécules très petites — l'oxygène et l'acide carbonique, passent à l'état de solution à travers l'épithélium branchial. Il n'y a aucune raison pour que d'autres substances dissoutes ne passent pas par la même voie, si ce n'est pas par le même mécanisme.

Quelques Maena Jusculum et Serranus cabrilla ont été injectés soit avec du latex de *Ficus coronata*, soit avec celui de *Broussonetia* ou le latex de *Morus nigra*. Quelques thymus étudiés n'ont montré aucune particularité par comparaison avec le thymus de poissons normaux.

EXP. LVII. — Enfin, on a fait également l'expérience suivante : deux thymus de Juscles écrasés avec du sable dans un cc. d'eau physiologique sont injectés à un poisson de la même espèce dans le tissu graisseux sous-operculaire droit. Fixée au liquide d'Altmann la région offre une faible réduction des éléments graisseux. Les cellules jeunes sont revenues sur elles-mêmes, mais on ne voit pas de destruction complète de globules graisseux. On ne remarque pas non plus d'action protéolytique sur les cellules, dont le protoplasma est indemne. Cette expérience peut faire supposer, mais ne prouve pas d'une manière péremptoire, l'existence d'une substance lipokinasique ou lipolytique dans le thymus des poissons.

De l'expérimentation histophysiologique chez le poisson je conclus que certaines substances peuvent traverser les branchies des poissons et peuvent alors se retrouver dans le thymus. Le thymus ne peut pas être considéré comme organe d'accumulation ou d'excrétion ; son pouvoir lymphocytolytique est faible ou nul ; il ne semble jouer aucun rôle durant l'inanition relative. L'activité de son épithélium correspond, au contraire, à la période de jeunesse et à celle de la nutrition intensive du poisson. Le thymus de ces derniers serait à considérer comme organe prenant part au processus de l'assimilation, très probablement comme organe épithéliolymphoïde annexe des branchies, ces dernières étant la voie particulière de pénétration de substances nutritives dissoutes dans le milieu ambiant Le rôle des lymphocytes peut être alors compris en comparant non seulement morphologiquement, mais aussi physiologiquement, l'épithélium branchial à celui de l'intestin, et l'élément lymphoïde du thymus à un élément lymphoïde annexe de l'intestin — tels les follicules clos ou les plaques de Peyer.

Plus compliquée est la question du rôle de l'épithélium thymique et de sa sécrétion. Nous voyons que chez les poissons il ne joue pas de rôle

appréciable pendant l'inanition — ce qui est explicable par le fait que physiologiquement les poissons ne connaissent pas celle-ci : par opposition à tous les vertébrés que nous avons passés en revue, le régime nutritif des poissons (de mer — au moins) est constant et n'est sujet à aucune périodicité : le milieu marin ne connaît pas de saisons et l'existence d'une nutrition par les substances dissoutes met les poissons en sûreté relative contre les variations que comporte la masse de plankton, les migrations des proies, etc. Notons que c'est surtout chez les poissons jeunes que l'ingestion de particules formées est négligeable.

Mais l'épithélium thymique joue-t-il un rôle normalement — comme adjuvant et à côté de la fonction lymphoïde ? Ce n'est pas un rôle de sécrétion externe, car : 1° l'organe n'est pas externe chez les Sélaciens ; 2° chez les Téléostéens, les images de sécrétion externe sont relativement rares ; 3° la sécrétion se perdrait avec le courant respiratoire, qui quitte la cavité branchiale, ouverte chez les Téléostéens. Reste la supposition d'un rôle de sécrétion interne, peut-être kinasique par rapport à la digestion des substances graisseuses absorbées par les branchies — par analogie avec le rôle kinasique de l'épithélium thymique des vertébrés terrestres, dont la probabilité — dans d'autres conditions, il est vrai — a été mise en évidence par les expériences des § § 29 et 58.

C. CYCLOSTOMES

§ 68. — Le thymus de l'Ammocœtes

Schaffer a donné la description de 28 ébauches thymiques chez l'Ammocœtes, sans toutefois insister sur leur homologie avec l'organe des autres vertébrés. D'autres auteurs ont nié leur existence chez les Cyclostomes. (Dohrn, Stockard).

J'ai reçu de la Station Zoologique de Naples une série complète (excepté les stades moindres de 3 mm.) de l'Ammocœtes de *Petromyzon Planerii* et des adultes de la même espèce. Après avoir cherché vainement le thymus sur les coupes en séries des adultes, j'ai redescendu la série et j'exposerai le résultat dans cet ordre.

Chez l'Ammocœtes de 26 mm., il existe, en face et en haut de chaque fente branchiale fermée par une valvule spéciale, un amas lymphoïde — immédiatement sous l'épithélium, qui tapisse cette partie de la chambre

branchiale. Une étude histologique montre la similitude parfaite de la structure de cet organe avec la structure habituelle des thymus que nous avons déjà étudiés — elle se rapproche surtout de celle des Téléostéens.

L'épithélium n'est pas nettement limité du côté de l'infiltration lymphoïde ; au contraire, des prolongements étirés de ses cellules s'insinuent entre les petits éléments lymphocytaires. Ces prolongements sont en continuité avec d'autres cellules à l'intérieur de l'organe, présentant des noyaux pareils à ceux de l'épithélium lui-même. Nous avons donc une différenciation syncytiale de l'épithélium, qui se dédouble en une couche externe et des éléments internes. D'autres cellules à prolongements se voient à l'intérieur de l'organe. Sa structure lâche permet de les identifier d'une manière indiscutable comme éléments mésodermiques en continuité parfaite avec le mésenchyme général et dont les prolongements sont différenciés dans la direction connective. Ces éléments à noyaux fusiformes traversent l'organe de toute part, en contact, mais pas en continuité avec l'épithélium, et fournissent un réticulum lâche.

Dans les mailles du syncytium et du réticulum, on trouve d'assez nombreux lymphocytes. Ce sont les mêmes cellules à noyau foncé et plasma mince basophile que nous avons recontrées dans tous les thymus et que l'on voit chez le même Ammocœtes dans le sang de l'aorte, du cône artériel, etc.

Telle est la structure histologique de l'organe. Etudions-la quelque peu au point de vue cytologique. Cette étude ne sera pas complète, car les pièces n'étaient fixées qu'au sublimé.

Commençons par l'épithélium. Au niveau du thymus, l'épithélium endodermique de la cavité branchiale s'amincit, n'est plus cylindrique et a plusieurs couches superposées. On y voit des mitoses : celles-ci sont dirigées dans le sens de la longueur de l'épithélium, ou dans le sens de sa largeur, non pas dans le sens de sa profondeur. Le syncytium semble être formé, non par prolifération active de l'épithélium, mais par une dissociation de ses éléments sur une épaisseur donnée.

Le bord externe, baigné par l'eau, de l'épithélium thymique, ne porte aucune différenciation — même pas de fine cuticule striée comme l'épithélium adjacent, ou les branchies. Dans l'intérieur de ses cellules on voit des grains faiblement basophiles et non métachromatiques inclus dans des mailles qui donnent à la cellule un aspect comparable à celui des cellules pareilles de l'épithélium frontière du thymus des Téléostéens (§ 65).

Toutefois, les images sont ici beaucoup plus communes. C'est ici, comme chez les jeunes poissons, des cellules à sécrétion externe.

Les lymphocytes sont disposés souvent entre les cellules épithéliales, mais on voit peu d'images d'englobement. A noter que plusieurs lymphocytes sont en amitoses, mais on n'en voit pas de pycnotiques.

La vascularisation du thymus — car c'en est un — se fait par l'artère branchiale qui passe à proximité et dont l'adventice envoie des prolongements connectifs nombreux dans l'épaisseur de l'organe. Mais celui-ci ne possède pas de vascularisation propre ; on y voit des hématies, mais aucun vaisseau à parois définies. D'ailleurs, l'organe, disposé au moins aussi favorablement que les branchies, doit pouvoir couvrir son besoin d'oxygène directement au dépens du milieu ambiant. Comme dans toute la série des vertébrés, l'organe semble être très primitif au point de vue d'organisation lymphatique. Par cela même, aucune complication n'empêche la lymphe et ses éléments de le traverser.

L'innervation de ce thymus n'a pu être étudiée, faute d'animaux vivants.

Je n'ai pas contredit jusqu'ici, en rien, la description que Schaffer a donnée pour l'Ammocœtes. Mais cet auteur y a trouvé non seulement des thymus au-dessus de chaque fente branchiale, mais également au-dessous (ce qui fait deux thymus par fente et 28 en tout). De mon côté, si je considère l'organe décrit comme thymus, c'est non seulement à cause de sa structure typique, mais également à cause des homologies que l'étude ontogénétique m'a montrées. Il existe cependant sur tout le pourtour de la cavité branchiale des amas lymphoïdes sous-épithéliaux — non délimités. On en trouve sous la fente branchiale — ou plutôt sous la valvule qui ferme son ouverture du côté de la cavité branchiale, on en trouve entre les fentes branchiales au même niveau que ces ouvertures, on en trouve également près de la thyroïde de deux côtés de celle-ci et même sur le plafond du pharynx (fig. xlvii). Mais aucune de ces agglomérations lymphoïdes banales ne forme un amas bien délimité comme le fait celui du thymus.

Nous verrons plus loin que ces agglomérations ont une origine simplement analogue à celle du thymus ; elles se perdent dans l'évolution phylogénétique — hormis peut-être celle de la thyroïde — tandis que l'amas thymique se maintient jusqu'à chez les vertébrés supérieurs.

Prenons maintenant un Ammocœtes de 17 mm. de longueur. L'amas thymique est très prononcé ici, ce stade est l'optimum de son dévelop-

pement; la structure en est la même, mais les mitoses sont plus nombreuses, surtout parmi les éléments connectifs et lymphoïdes. Les autres amas existent également, mais sont moins prononcés que celui du thymus.

Un stade plus jeune, de 12 mm., nous montre le début de la lymphoïdisation thymique. Nous voyons que l'épithélium de la bordure est représenté par une couche de cellules hautes et serrées ; derrière sont disposées d'autres cellules épithéliales largement unies entre elles et à la couche bordante par des prolongements syncytiaux ; entre elles se trouvent des cellules connectives dont les corps cellulaires étirés commencent à former un réticulum. Des lymphocytes assez nombreux se trouvent parmi les cellules mésenchymateuses et épithéliales. Ajoutons que les autres amas lymphoïdes sont à peu près au même stade de développement.

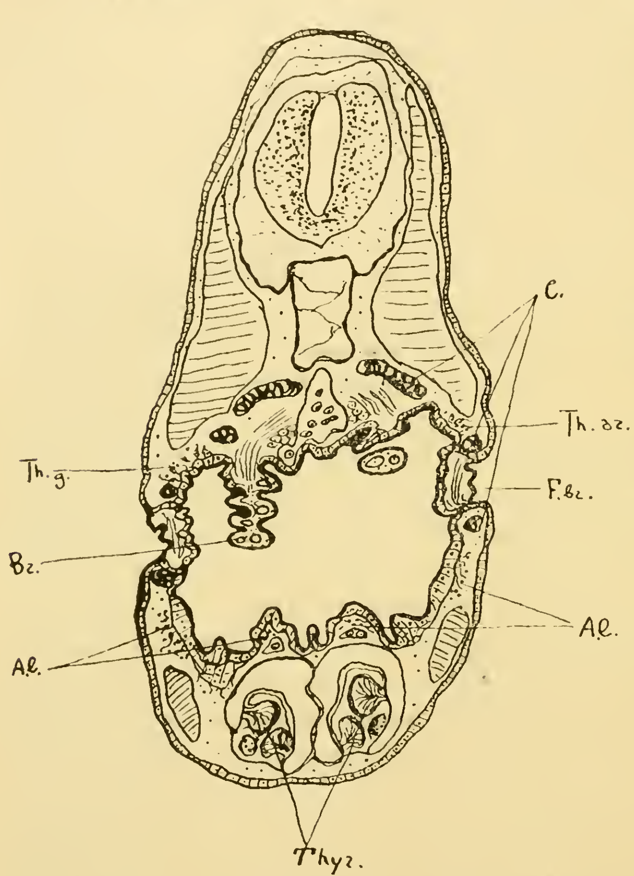


Fig. XLVII. Ammocœtes de 9 mm., début de formation d'amas lymphoïdes : C. — cartilages, Th. dr. — thymus droit, Th. g. — thymus gauche, Br. — branchies, A. l. — amas lymphoïdes sous les fentes bronchiales (F. br.) et au-dessus de la thyroïde (Thyr.). Obj. a_2, Oc. 4.

Descendons encore un échelon de la série. L'Ammocœtes de 9 mm. qui mérite le nom de *Proammocœtes*, proposé par Studnizka, nous montre de faibles amas lymphoïdes, et on assiste ici au début même de la pénétration du connectif, qui forme les premières cellules lymphoïdes à proximité

même de la couche épithéliale ; celle-ci commence à se dissocier pour former le syncytium futur.

Un Ammocœtes encore plus jeune, de 5 mm., dont les feuillets branchiaux commencent seulement à se développer, nous montre à la place morphologique de l'amas thymique un enfoncement, une encoche de l'épithélium encore tout simple ici (fig. XLVIII).

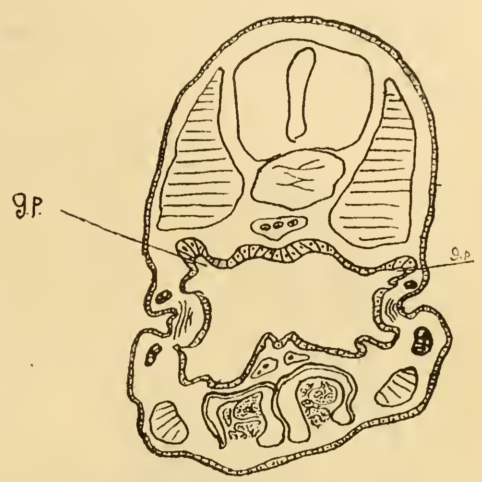


Fig. XLVIII. Ammocœtes de 5 mm. : g. p. — gouttière parapharyngienne, formant une encoche épithéliale. Obj. A, Oc. 2.

Cette « encoche » épithéliale n'en est pas une : sur un Ammocœtes de 4 mm. nous la retrouvons en face et en haut de la fente branchiale, mais elle se poursuit également entre les fentes : c'est une *gouttière* plus ou moins accentuée. Ses cellules comprennent des éléments vibratiles et sa disposition générale est représentée sur le schéma de la figure XLIX. Nous voyons que cette gouttière se prolonge sur toute la longueur du pharynx jusqu'à l'estomac, de deux côtés de la voûte pharyngienne. Elle descend devant la première fente branchiale pour s'unir à deux autres gouttières, qui longent de deux côtés la thyroïde (fig. L).

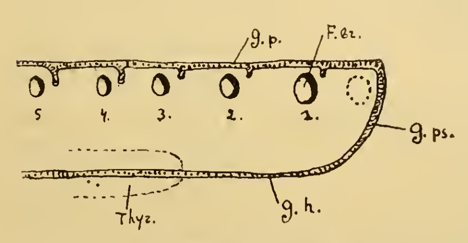


Fig. XLIX. Schéma indiquant le parcours des gouttières ciliées d'un côté du corps du Proammocœtes: g. p. — gouttière parapharyngienne, au-dessus des fentes branchiales (F. br.), qui s'unit à la gouttière pseudo branchiale (g. ps.), continuée, à son tour, par la gouttière hypobranchiale (g. h.). Thyr. — thyroïde.

Ces formations ont été déjà étudiées. A. Schneider les a vues le premier et Dohrn a voulu tirer parti des deux branches descendantes de ces gouttières comme d'une preuve de la naissance branchiale de la thyroïde (« Pseudobranchialrinne »). Mais il ne dit rien sur la signification des deux gouttières supérieures et de leurs tronçons qui descendent au-dessus et en avant de chaque fente branchiale ; il les appelle simplement gouttières épipharyngiennes. Nous verrons pourtant plus bas, en étudiant l'Amphioxus, que ces deux

gouttières ne sont nullement homologues à la gouttière dorsale médiane qu'on appelle « épipharyngienne » chez les Procordés. Je donne donc à ces deux gouttières du palais du pharynx un nom spécial qui évitera la confusion : je les nomme *gouttières parapharyngiennes.*

Ce sont elles qui représentent l'homologue morphologique et l'origine du thymus de l'Ammocœtes. En effet, la gouttière vibratile est disposée dans le coin interne formé par la paroi du corps — qui est percée par les fentes branchiales — et la branchie. Celle-ci, comme on le voit bien en suivant son développement — provient d'un allongement d'une partie du plafond pharyngien, partie comprise entre le milieu de celui-ci et la gouttière parapharyngienne de chaque côté. Cette gouttière occupe donc exactement la place qu'occupera le thymus de l'Ammocœtes et non seulement celui-ci, mais les thymus de tous les poissons. (V. les schémas de la fig. LV.)

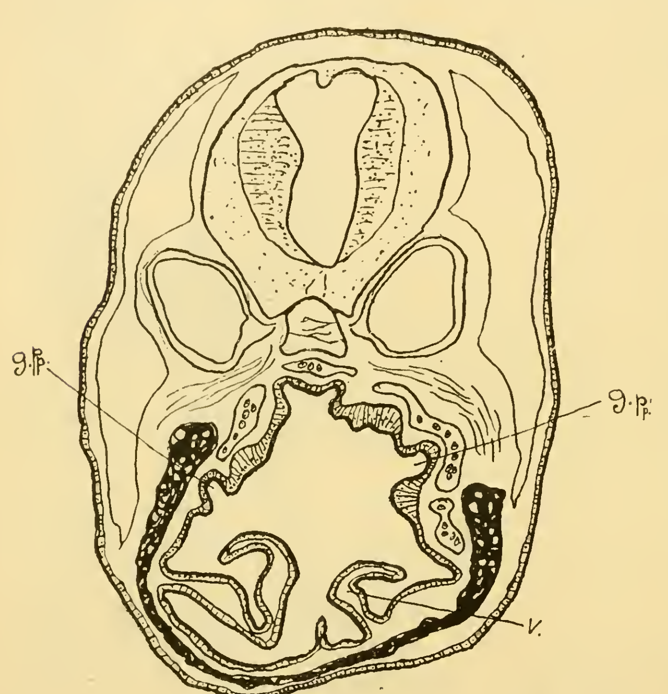


FIG. L. Ammocœtes de 6 mm. : G. P. p. — Point d'union des gouttières parapharyngiennes avec les g. pseudo-branchiales au niveau du velum — V. Obj. A, Oc. 4.

On peut suivre la transformation de la gouttière parapharyngienne en thymus chez l'Ammocœtes : celles parmi ses cellules qui portent des cils les perdent ; la gouttière elle-même s'étire, s'aplatit et finit par se mettre au niveau général de l'épithélium voisin ; cet aplatissement semble être le résultat de la formation d'éléments connectifs sous-épithéliaux. Ces éléments s'agglomèrent principalement dans les tronçons de la gouttière qui se trouvent au-dessus des fentes branchiales, prolifèrent et ne tardent pas à former les amas lymphoïdes caractéristiques des thymus de l'Ammocœtes.

C'est ainsi qu'une formation primitivement continue et non métamérisée — la gouttière parapharyngienne — devient un organe que l'on considérait jusqu'ici comme essentiellement branchiomère.

Les amas lymphoïdes que l'on trouve disséminés un peu partout sous l'épithélium branchial, hormis peut-être celui qui provient d'une transformation des gouttières qui longent la thyroïde — n'ont qu'un caractère banal de tissu lymphoïde pharyngien, comme on en trouve toujours chez les Ichtyopsidés (Drzewina).

Il me reste à montrer la provenance de nos deux gouttières ; je le ferai plus bas en étudiant le « vertébroïde » le plus inférieur — l'Amphioxus.

§ 69. — La régression thymique chez la Lamproie.

J'ai déjà dit que chez la Lamproie jeune on ne trouve pas de tissu thymique ; de même chez l'Ammocœtes de grande taille on ne trouve plus aucune trace de l'organe, si bien développé chez le petit. Sa place morphologique est occupée par du tissu graisseux, et l'épithélium externe au-dessus des fentes branchiales ne se distingue plus en rien de l'épithélium des environs (fig. LI.) Au-dessus du cartilage supérieur de la valvule, à la place où l'on voyait chez le jeune Ammocœtes l'amas lymphoïde, on ne trouve plus qu'un tissu conjonctif banal dont les éléments sont infiltrés de



Fig. LI. Ammocœtes de 40 mm. — Partie du corps qui correspond à la place (*th.*) du thymus. Obj. C, Oc. 2.

graisse et qui n'est presque pas vascularisé : c'est une véritable substitution graisseuse et on voit qu'en bas de l'échelle des vertébrés la régression thymique est beaucoup plus accentuée que chez les vertébrés supérieurs : la disparition totale de l'organe à laquelle on assiste chez la Lamproie est un fait que nous observons pour la première fois, si on exclut les quelques constations négatives faites sur les Téléostéens.

Chez l'Ammocœtes de 35 mm. on surprend le processus de régression thymique. La population lymphocytaire est devenue beaucoup plus rare, l'épithélium également — au moins sa partie interne et syncytiale est presque disparue. Au contraire, le tissu connectif est largement représenté, bien que ses éléments ne soient pas serrés, mais partiellement infiltrés de graisse.

Est-ce que la disparition de l'épithélium est un résultat de sa fonction holocrine ? Je ne saurais le décider, faute de matériel cytologiquement fixé. En tout cas, ce que l'on peut dire, c'est que les lymphocytes ne subissent pas de pycnose, mais quittent simplement l'organe.

On voit que la régression thymique chez Petromyzon présente des ressemblances avec celle que l'on observe chez les poissons, mais ici l'animal adulte est complètement privée de tissu thymique, et ceci dès le moment où l'état larvaire cesse. Il ne faut pas oublier, il est vrai, que la Lamproie est un être quelque peu parasitique et surtout sujet à des migrations qui changent complètement les conditions biologiques de l'existence de ce cyclostome.

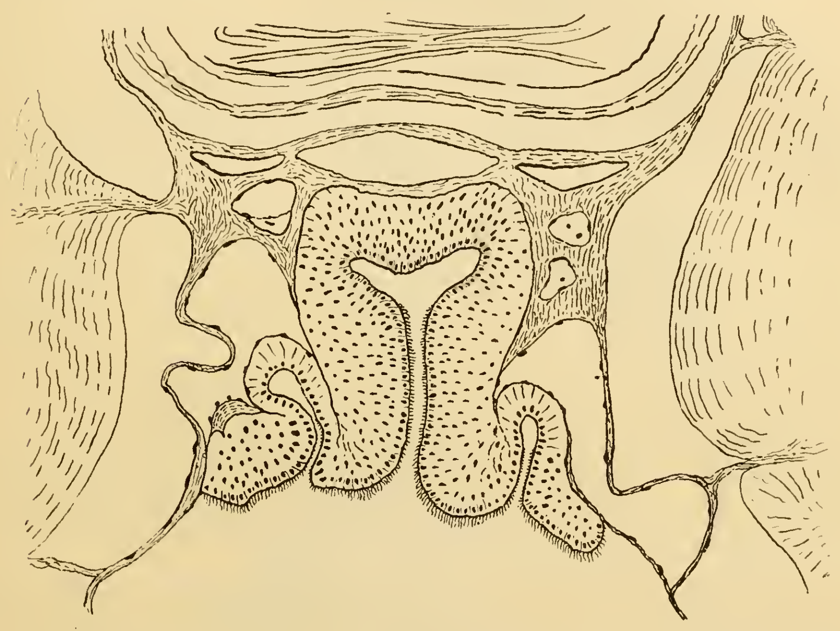
L'AMPHIOXUS ET LES HOMOLOGIES THYMIQUES — MORPHOLOGIQUES ET FONCTIONNELLES. — DANS LA SÉRIE DES VERTÉBRÉS

§ 70. — Les gouttières parapharyngiennes de l'amphioxus

C'est à Van Wiehe et à Willey que nous devons les deux hypothèses — contradictoires — sur l'homologue du thymus chez l'amphioxus.

Une hypothèse, celle de Van Wiehe, considère comme telles les néphridies. Elle est évidemment à rejeter ; ni l'emplacement de celles-ci (dans le cœlome !), ni leur origine mésenchymatique ne correspond à rien de ce que nous savons du développement ontogénique du thymus. L'autre hypothèse, celle de Willey, considère comme homologue du thymus les languettes branchiales, ces divisions qui, chez la larve d'amphioxus commencent à partager en deux les fentes branchiales primi-

tives et forment chez l'adulte l'analogue des septa. Cette hypothèse est également inacceptable, malgré l'observation de DOHRN qui a vu l'ébauche thymique des Sélaciens faire saillie dans la lumière de la fente branchiale ; cet aspect est une affaire de direction des coupes et l'ébauche thymique en réalité pousse dans une direction opposée à celle de la fente branchiale dans toute la série des vertébrés ; en plus, cette hypothèse est en contradiction avec ce que nous avons vu du développement du thymus chez



LII. Coupe d'ensemble transversale et un peu oblique du plafond du pharynx d'un Amphioxus de 15 mm. Obj. C. Oc. 2.

l'Ammocœtes et même les Téléostéens. Le fait d'avoir pour origine une cloison supplémentaire ne nous explique, d'ailleurs, en rien, ni le mode de développement ni les destinées ultérieures du thymus.

L'origine véritable est tout autre. Etudions, sur une coupe transversale, la partie supérieure du pharynx d'un Amphioxus de 15 mm. Nous verrons trois gouttières : une médiane qui porte le nom de gouttière épipharyngienne ou hyperpharyngienne, et deux gouttières latérales — sans nom jusqu'ici et que j'appellerai par homologie avec le proammocœtes — gouttières parapharyngiennes. Les figures LII, LIII, LIV donnent plusieurs images de ces gouttières. Elles sont continues, se présentant aussi bien au-dessus des fentes branchiales que des septa ou des

languettes. Elles sont néanmoins un peu plus larges en face des fentes, ce qui s'explique probablement par des raisons mécaniques, mais jouera, comme nous l'avons vu chez l'Ammocœtes, un rôle dans le développement phylogénétique de l'organe. La position de ces gouttières est en effet absolument homologue à celle de l'organe correspondant de l'Ammocœtes ; de plus, elle est homologue à la position du thymus chez tous les poissons. L'ensemble des schémas (fig. LV) nous montre que, ainsi que le thymus, la gouttière parapharyngienne trouve sa place entre la face interne de la paroi du pharynx (corps) et le milieu de celui-ci. On sait que la paroi du pharynx de l'amphioxus, qu'on appelle couramment branchie, n'en est pas une en réalité ; ou plutôt — c'est une branchie seulement au point de vue physiologique — morphologiquement, c'est la paroi du corps même : la paroi externe de la cavité péribranchiale n'est qu'un revêtement ectodermique supplémentaire (DELAGE).

Dans ces conditions, si l'on voulait « inventer » une meilleure place — au point de vue de l'homologie — pour l'organe-ancêtre du thymus, on ne saurait pas le faire. Les homologies de l'emplacement sont parfaites entre les gouttières parapharyngiennes de l'Amphioxus et de l'Ammocœtes d'un côté et le thymus de tous les vertébrés de l'autre.

Remarquons que LANGERHANS ne dessine chez l'Amphioxus qu'une seule « hyperbranchialrinne », car c'est par une erreur typographique que son dessin 25 est marqué comme représentant la « hyperbranchialrinne » — il s'agit de la « hypobranchialrinne ».

VAN WIEHE dessine ces gouttières, mais les nomme « rechte und linke Hauptrinne » ou encore « Wimperband der Epibranchialrinne », en les confondant avec cette dernière.

Voyons maintenant d'un peu plus près la structure histologique de ces gouttières. Chacune est formée par une invagination longitudinale de l'épithélium du plafond du pharynx et est disposée de chaque côté de la gouttière épipharyngienne médiane. Les petites cellules allongées, à noyau minuscule, de l'épithélium pharyngien, s'agrandissent notablement au fond de nos gouttières. Leur noyau, également, est plus gros, à tel point qu'on en reconnaît la structure chromatique, chose en général rare chez l'Amphioxus. Ces cellules du fond ne sont pas vibratiles, elles ne portent aucune différenciation de leur bord externe. Au contraire les cellules du col de la gouttière sont fortement ciliées et ces cils deviennent très grands sur la proéminence que forme la limite entre chaque gouttière parapharyngienne (latérale) et la gouttière épipharyngienne (centrale).

C'est cette proéminence qui sera le point de départ des branchies vraies comme on le voit chez l'Ammocœtes (fig. XLVII). Ces cellules à longs cils forment une limite histologique entre les trois gouttières du plafond du pharynx, qui présentent la ressemblance suivante : dans toutes les trois on trouve au fond un amas de sécrétion — plus abondant dans la centrale,

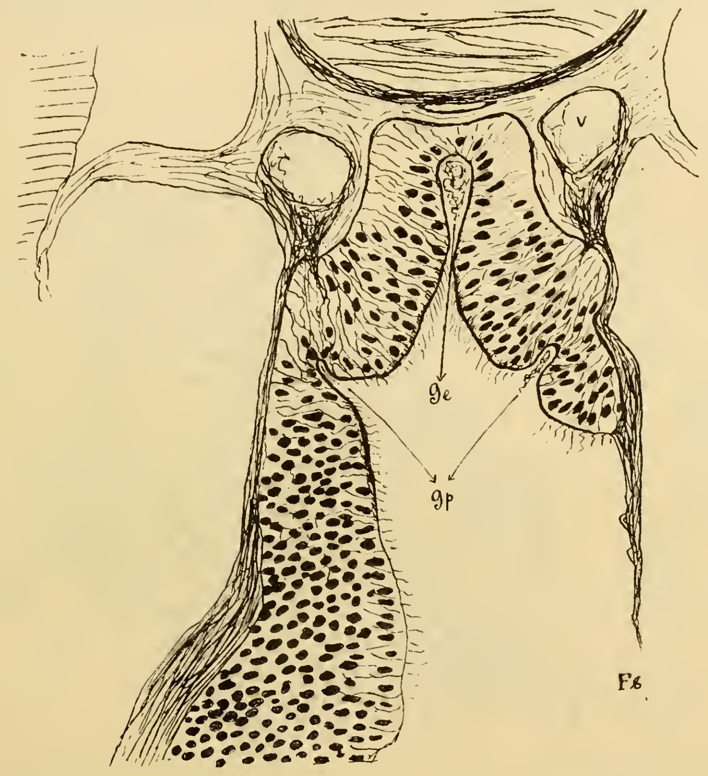


FIG. LIII. Plafond du pharynx d'un Amphioxus de 12 mm. : ge. — gouttière épibranchiale ; g p. — les deux gouttières parapharyngiennes ; Fb. — fente branchiale ; V. — vaisseau dorsal. Apochr. 2 mm. Oc. comp. 6.

mais également présent dans les deux gouttières parapharyngiennes.

Un caractère intéressant de ces dernières est la relation intime de leur épithélium avec le tissu connectif : on voit distinctement que la couche connective sous-jacente à l'épithélium, ainsi que celle qui entoure les deux vaisseaux dorsaux, pénètrent par leurs fibres jusque entre les cellules épithéliales du fond de la gouttière. Cette relation intime avec le connectif, que l'on ne voit pas dans la gouttière médiane, sera une des caractéristiques de l'organe futur.

Ainsi donc — la position morphologique, les faits observés sur l'Am-

ı ocœtes, la structure histologique, les relations avec d'autres tissus — ı ême le voisinage avec les néphridies qui persistera sous forme de voisir:ge du thymus avec le rein céphalique des poissons et des têtards — tı ute cette série de faits milite en faveur de l'identité morphologique de l· gouttière parapharyngienne double de l'Amphioxus (= de l'Ammocœtes) et du thymus pair de vertébrés. Ainsi s'établit l'origine commune



Fig. LIV. Côté gauche du plafond du pharynx (ph.) d'un Amphioxus de 18 mm. : g. p. et g. c. — comme dans Fig. LIII. N. — nephridie (organe de Weiss-Boveri).

de deux organes à sécrétion interne des vertébrés supérieurs — provenant d'organes à sécrétion externe des provertébrés : la thyroïde — de la gouttière hypopharyngienne (endostyle), le thymus — des gouttières parapharyngiennes.

§ 71. — Les homologies thymiques

L'étude de l'Amphioxus nous permet de concevoir la possibilité d'établir les homologies *morphologiques* du thymus dans la série des vertébrés et, par suite — de connaître la phylogénèse de l'organe.

Provenant des gouttières paraphygiennes de l'Amphioxus — ou du provertébré correspondant — l'organe est, au début de son évolution, pair et continu, n'étant qu'une différenciation locale de l'endoderme digestif. Sous la même forme, nous le trouvons chez le Proammocœtes, où il se fragmente avec la diminution et la fixité du nombre des fentes branchiales. Il devient un organe annexe de ces fentes et compte parmi les districts de l'épithélium pharyngien qui subissent une lymphoïdisation.

Chez les poissons — tantôt conservant des relations avec l'extérieur, mais perdant sa branchiomérie acquise (Téléostéens), tantôt s'isolant dans l'épaisseur des tissus, mais conservant sa fragmentation en tronçons qui correspondent aux fentes branchiales (Sélaciens) — l'organe constitue un annexe lymphoïde des branchies.

Il persiste comme tel chez le têtard, mais il n'y a plus qu'un nombre limité de tronçons de l'épithélium épibranchial qui sert à constituer l'organe, toujours pair mais déjà latéral. Chez les Batraciens adultes, l'organe s'éloigne du tube digestif pour se rapprocher de la superficie du corps (fig. LV).

Ce mouvement est encore plus accentué chez les Sauropsidés où l'organe devient de plus en plus latéral et éloigné du tube digestif, toujours conservant le caractère qui le distingue — lymphoïdisation d'une ébauche endodermique par suite de prolifération connective.

Enfin chez les Mammifères, la position latérale par rapport au tube digestif se transforme en position ventrale, qui est même acquise dans les stades précoces du développement embryonnaire.

Dans toute la série, le thymus est au point lymphatique un simple sinus, mais il est de plus en plus fourni en vaisseaux sanguins et en arborisations nerveuses.

Ainsi s'établit l'homologie organique entre le « ris » du veau et les « gouttières parapharyngiennes » de l'Amphioxus.

Partout nous avons vu que le caractère essentiel du thymus est sa dualité — la présence d'un réticulum connectif entremêlé à un syncytium épithélial. C'est au second qu'appartiennent les cellules sécernantes, les corps d'Hassal, les plasmodes, les cystes, les différenciations ciliées ou muqueuses. C'est au premier que sont dus les lymphocytes, les phagocytes à inclusions multiples, les granulocytes histiogènes, les pseudomyoïdes globuleux.

Je crois devoir aussi indiquer les homologies *physiologiques*, telles que je les conçois, sans me cacher tout ce qu'il y a encore ici d'hypothétique.

Chez l'Amphioxus la gouttière parapharyngienne est un organe à sécrétion externe, probablement digestive, pareil en ceci à l'endostyle.

Chez le Proammocœtes, la sécrétion externe persiste dans les gouttières partiellement ciliées, disposées dans une cavité branchiale à volonté fermée et à courant aqueux renversable, réglé par des valvules. Cette

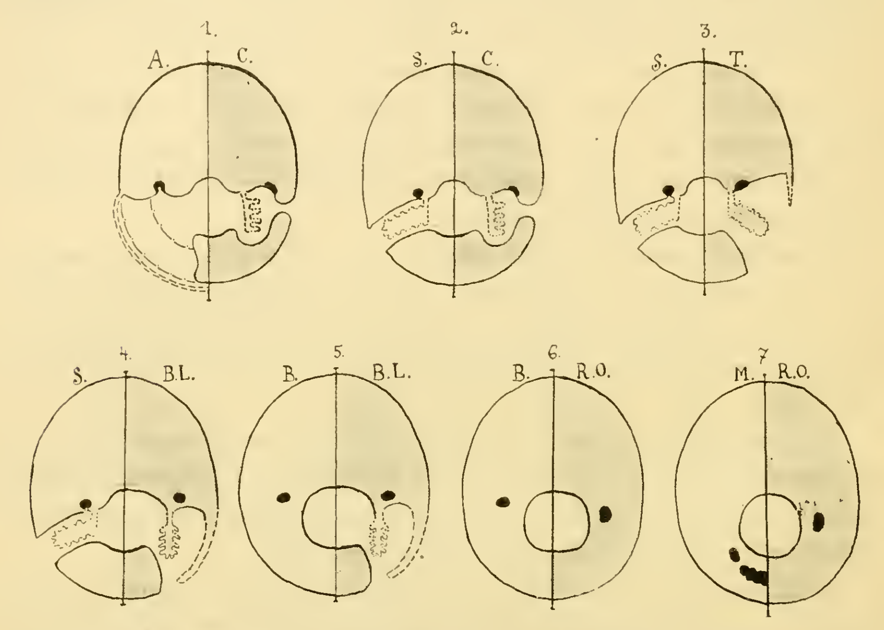


FIG. LV. Schéma des homologies morphologiques du thymus (coupes transversales théoriques au niveau du thymus).

1. Comparaison entre Amphioxus (A) et Cyclostome (C).
2. — — Sélacien (S) et Clysostome (C).
3. — — Sélacien (S) et Téléostéen (T).
4. — — Sélacien (S) et Larve de Batracien (B. L.).
5. — — Batracien adulte (B) et Larve de Batracien (B. L).
6. — — Batracien adulte (B) et Sauropsidés (R. O.).
7. — — Mammifère (M) et Sauropsidés (R. O.).

Les branchies — en pointillé, les excroissances de la paroi du corps — en traits interrompus. La paroi vraie du corps de l'Amphioxus (« branchie ») est indiquée par —. —. —.

sécrétion s'affaiblit chez l'Ammocœtes, où l'organe jusqu'ici purement épithélial devient lymphoïde et commence à jouer son rôle d'annexe des branchies absorbantes.

La sécrétion externe n'existe plus qu'en qualité de témoin chez les Téléostéens et est nulle par suite des dispositions anatomiques de l'organe chez les Sélaciens. Au contraire, le rôle d'annexe lymphoïde des branchies — dans leur fonction d'organes d'assimilation nutritive — est ici pleinement joué par le thymus. Non seulement sa population lym-

phocytaire prend part à cette fonction qui la caractérise, mais aussi une sécrétion épithéliale interne et kinasique se manifeste dans les conditions d'assimilation de substances dissoutes dans le milieu ambiant.

Cette fonction thymique semble persister chez les Têtards, mais chez les Batraciens adultes un renversement s'opère dans les conditions du fonctionnement de l'organe. Chez les vertébrés terrestres — plus d'assimilation branchiale. Et la fonction thymique, unique jusqu'ici, se dédouble en deux fonctions antagonistes : celle des lymphocytes et celle de l'épithélium thymique. La fonction lymphocytogène fait du thymus un des tissus leucopoïétiques de l'organisme, et cette fonction est exaltée pendant les périodes d'assimilation active. La fonction épithéliale joue un rôle tout autre — elle n'entre en jeu que pendant l'inanition.

En quoi est homologue l'état d'inanition à celui dans lequel se trouve normalement le vertébré aquatique ? Précisément en ceci que l'utilisation des réserves constitue une assimilation dans un *milieu interne* nutritif, comparable au *milieu externe* nutritif des êtres aquatiques. Ici, les éléments qui au temps ancestral étaient introduits et hydrolysés par les branchies avec l'aide kinasique de l'épithélium thymique, sont représentés par les réserves graisseuses de l'organisme qu'il s'agit de dédoubler et d'assimiler.

Ainsi conçoit-on le réveil de l'activité épithéliale du thymus durant les périodes d'inanition, état qui domine la biologie de la plupart des vertébrés terrestres. En même temps se manifeste l'influence cytolytique de la sécrétion thymique, influence rendue nécessaire par les conditions de multiplication des lymphocytes durant l'inanition et peut-être par leur rôle d'agent de synthèse...

Il me reste à comparer les traits saillants de la régression de l'organe. Les gouttières persistent toute la vie chez l'Amphioxus, mais chez la Lamproie adulte l'organe perd sa population lymphoïde nouvellement acquise et est remplacé par du tissu scléreux et graisseux ; cette disparition peut être envisagée comme étant en relation avec le changement des conditions de nutrition qui distingue la larve du Pétromyzon de l'adulte.

La même régression s'observe sous une forme plus atténuée chez les poissons. Hors le changement dans le mode nutrition, un facteur qui peut l'influencer est l'affaiblissement considérable de l'activité du métabolisme nutritif chez l'adulte par comparaison avec le jeune.

C'est la même différence d'intensité entre le métabolisme de l'orga-

nisme juvénil et celui de l'animal parfait — différence dont le début coïncide généralement avec le moment de la maturité sexuelle — qui domine la régression thymique chez les vertébrés supérieurs. Mais ici l'organe ne disparaît jamais complètement et sa régression emprunte deux facies — lymphoïdique et délymphoïdisé — en relation avec les conditions générales de l'existence de l'animal.

Tous ces faits et considérations peuvent servir à l'établissement d'une « théorie du thymus » : si les faits matériels exactement établis sont à la base de toute connaissance, l'essai de leur groupement synthétique et satisfaisant l'esprit forme la superstructure idéologique, plus subjective mais non moins nécessaire. Puisse la critique des données et conceptions exposées ici jeter plus de lumière sur les problèmes que soulève l'étude du thymus, prise comme un des chapitres de la Biologie Générale.

Paris. Juin 1914.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1896. Abelous et Billard. Sur les fonctions du thymus. (*C. R. Soc. Biol.*)

1877. Afanassiew. Ueber die konzentrischen Körper d. Thymus (*Arch. f. mikr Anat.*)

1910. Aggazzotti Ricerche ultramicroscopiche sui globuli rossi di spelerpes fuscus. (*Zeitschr. f allg. Phys.*)

1912. Aimé (P.). Note sur le thymus des Chéloniens. (*C. R. Soc. B.*)

1912. — Sur l'évolution périodique du th. des Chéloniens. (*Ib.*)

1911. Alagna. Sulla presenza di formazione mitochondriale negli elementi constitutivi delle Tonsille. (*Arch. f. Zellforsch.*)

1909. Anikiew (A.). Zur Frage über die Entwickelung der Vena anonima sinistra. (*Anat. Anz.*)

1909. Anonim. Sur le développement des fentes branchiales et des canalicules de Weiss-Boveri chez l'Amphioxus. (*Anat. Anz.*)

1892. Antipa (G.). Uber die Beziehungen d. Thymus zu den sogenannten Kiemenspaltenorganen bei Selachiern. (*Anat. Anz.*)

1909. Aubertin (A.) et Bordet (E.). Action des Rayons X sur le Thymus (*C. R. Soc. Biol.*)

1912. Barbarossa. Note istologiche sull' origine dei corp. di Hassal. (*Pédiatria*).

1906. Basch (K.). Beiträge z. Physiologie u. Pathologie d. Thymus (*Jahrbuch f. Kinderheilkunde.*)

1908. — Zur Thymusextirpation beimjungen Hunde. (*Monatschr. f. Kinderheilkunde.*)

1891. Baum (H.). Die Thymusdrüse des Hundes. (*Deutsche Zeitschr. f. Tiermedizin*).

1894. Beard (J.). The develop. and probable function of the thymus. (*Anat. Anz.*)

1899. — Fonctions of the Thymus. (*Lancet.*)
1900. — The sourse of the leucocytes and the true function of the thymus. (*Ib.*)
1900. — A thymus element of the spiracle of Raja. (*Ib.*)
1902. — The origin and histogenesis of the Th. in Raja batis. (*Zool. Jahrb. Abt. f. Anat.*)
1893. BEMMELEN (Van.) Ueb. die Entwickelung d. Kiementaschen u. Aortenbogen b. den Seeschildkröten. (*An. Anz.*)
1906. BELL. The develop. of the Thymus (*Amer. Journ. of Anat.*)
1912. BERG (A.) et SALKIND (I.) Action physiologique du suc de concombre d'Ane. (*Ecballium Elaterium.*) (*C. R. Soc. B.*)
1883. BORN. Ueb. die Derivate d. embryonalen Schlundbogen u. Schlundspalten bei Säugetieren. (*Arch. f. mikr. Anat.*)
1899. BOLAU (H.). Gl. Thyroidea u. gl. Thymus der Amphibien. (*Zool. Jahrb. Abt Anat.*)
1890. BOULENGER (G. A.). Catalogue of Reptiles and Batrachians of Barbary. (*Trans. Zool. Soc. Lond.*)
1899. BOVERO (A.). Sui nervi della ghiandola timo. (*Giornale R. Acad. med. Torino.*)
1891. BRAUNSCHWEIG (V.). Experimentelle Untersuch. üb. d. Verhalten d. Thymus bei d. Regeneration d. Blutkörperchen. (*Diss. Dorpat.*)
1907. BRIDRÉ et PIEFFRE. Infiltration du th. par des substances minérales chez le Veau. (*Bull. Soc. centr. méd. vétér. Paris.*)
1907. BRYCE (J. H.). Note of the develop. of thymusgland in Lepidosiren paradoxa. (*Journ. of Anat. and Phys.*)
1890. CAPOBIANCO. Della natura dei corpuscoli di Hassal. (*Boll. della Soc. di Nat. in Napoli.*)
1892. — Contribution à la morphologie du thymus. (*Arch. Ital. de Biol.*)
1893. — Di un reperto rarissimo o della presenza di fibre muscolari striate nella ghiandola tiroide. (*Riforma medica.*)
1913. CAULLERY (M.). Les problèmes de la sexualité. (*Paris.*)
1910. CAUWENBERGHE (Van). Etude sur les cellulles géantes du placenta de la taupe. (*Arch. de Biol.*)
1906. CIACCIO. Ricerche istol. e cytol. sul timo degli uccelli. (*Anat. Anz.*)
1909. — Contributo alla conoscensa dei lipoidi cellulari. (*Ibid.*)
1908. CHEVAL. Recherches sur les lymphocytes du thymus. (*Bibliogr. Anat.*)
1896. COLLINGE et VINCENT. On the socalled suprarenal bodies in Cyclostoma. (*Anat. Anz.*)
1912. CREMIEU (R.). Etude des effets produits sur le thymus par les rayons X. (*Thèse Lyon.*)
1889. CUENOT. Etudes sur le sang et les gl. lymph. dans la série animale. (*Arch. de Zool. exp.*)
1905. DALOUS et LASERRE. Sur le processus histologique des radioépithélites. (*Annales de Derm. et Syphil.*)
1908. DANTSCHAKOFF (W.). Untersuch. üb. die Entwick. v. Blut- u. Bindegewebe bei Vögeln. (*Arch. f. mikr. Anat.*)
1910. — Ueb. die Entwick. d. embryon. Blutbildung bei Reptilien (*An. Anz. Ergheft.*

1895. DEMOOR. Recherches s. la structure du tissu réticulé. (*Arch. de Biol.*)
1886. DE MEURON. Développ. du thymus et de la gl. thyroïde. (*Arch. d. Sc. phys. et nat*).
1912. DIAKONOW. Epithélium, tissu lymphoïde, cancer. (*Jour. Anat. Phys.*)
1904. DISTEFANO (S.). Sulle alterazione cadaveriche degli elementi del timo. (*Riforma medica.*)
1894. DISSARD. (A.) et NOÉ (J.). Résistance des poissons aux substances toxiques. (*C. R. Soc. B.*)
1885-1886. DOHRN (A.). Studien z. Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. (*Mitt. aus d. Zoolog. Stat. zu Neapel.*)
1901. DOUMERGUE. (F.). Essai sur la faune erpétologique de l'Oranie. (*Oran.*)
1904. DRÜNER (L.). Studien z. Anatomie d. Zungenbein-, Kiemenbogen- u. Kehlkopfmusculatur der Urodelen. (*Zool. Jahrb. Abt. f. Anat.*)
1908. DUSTIN (A.-P.). L'origine et la signification des cellules myoïdes et épithéloïdes du thymus. (*Bull. Soc. R. des Sc. med. et nat., Brux.*)
1909. — Contrib. à l'étude du thymus des reptiles. (*Arch. Zool. exp.*)
1909. — Contrib. à l'étude du th. des reptiles. (*C. R. Assoc. d. Anat.*)
1911. — Les greffes thymiques. (*C. R. Assoc. d. Anat.*)
1911. — La potentialité des élém. thymiques étud. par la méth. des greffes. (*Bull. Soc. R. d. Sc. med. et nat. Brux.*)
1911. — Le th. de l'Axolotl. (*Arch. de Biol.*)
1912. — Les variations saisonnières du th. de la grenouille. (*Bull. Soc. R. d. Sc. med. et nat. Brux.*)
1913. — Et BAILLEZ. Rech. sur les cultures de th. « in vitro ». (*Ib.*.)
1913. — Recherches d'Histol. norm. et expérim. sur le th. des Amphib. anoures. (*Arch. de Biol.*)
1877. EHRLICH. Beiträge z. Kenntniss der Anilinfärbungen. (*Arch. f. mikr. Anat.*)
1910. — Die physiologische Degeneration d. Epithelzellen, etc. (*Arch. f. Zellforschung.*)
1891. ELLENBERGER u. BAUM. Systematische u. topographische. Anatomie d. Hundes. (*Leipzig.*)
1906. ERDHEIM. Zur Anatomie d. Kiemenderivate bei Ratte, Kaninchen u. Igel. (*Anat. Anz.*)
1896. ERNST. Studien über die normale Verhornung. (*Arch. f. mikr. Anat.*)
1905. FISCHL (K.). Experimentelle Beiträge z. Frage der Bedeutung d. Thymusextirpation bei jungen Tieren. (*Zeitschr. f. exp. Path. u. Therapie.*)
1885. FISCHELIS. Beiträge z. Kenntniss d. Entwickelungsgeschichte d. Thyreoidea u. gland. Thymus. (*Arch. f. mikr. Anat.*)
1858. FRIEDLEBEN. Die Physiologie d. Thymus in Gesundheit u. Krankheit. (*Frankfurt a. M.*)
1910. FRIETSCHE. Die Entwickelung d. Thymus bei Selachiern. (*Jen. Zeitschr. f. Naturwiss.* et *Zool. Anz.*)
1885. FRORIEP. Ueber Anlagen von Sinnesorganen. (*Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt.*)
1908. GAMBURZEFF. Die histogenese d. Thymus. (*Thèse, Moscou*).

1897. GAUTIER (A.). Leçons de chimie biologique (*Paris.*)

1908. GELLIN. Die Thymus nach Extirpation bezw. Röntgenbestrahlung d. Geschleschtsdrusen. (*Zeitschr. f. exp. Path. u. Therapie.*)

1913. GERBER (C.) et SALKIND (J.). Action physiologique des latex I - II - III - IV - V. (*C. R. Soc. Biol.*)

1894. GLUCK. Thymus persistens. (*Berl. klin. Woch.*)

1901. GHIKA. Etude sur le thymus. (*Thèse, Paris.*)

1905. GLAS (E.). Zur Frage der Sarkolyse (*Anat. Anz.*)

1896. GONTSCHAROUKOFF. Sur l'histogénèse des Corps concentriques (de Hassal) (*Arch. russes de Path.*)

1894. GOURRET (P.) Les pêcheries et les poissons de la Méditerranée. Provence. (*Corbeil.*)

1905. GREIL (A.) Ueber die Anlage d. Lungen sowie d. ultimobranchialen Körper. (*Anat. Heft.*)

1906. — Ueb. die Enstehung d. Kiemendarmderivate bei Ceratodus. (*Verh. d. anat. Ges., Rostock.*)

1900. GROSCHUFF (R.). Ueb. das Vorkommen eines Thymussegmentes der 4en Kiementasche beim Menschen. (*Anat. Anz.*)

1857. GÜNSBOURG. Ueber die geschichteten Körper d. Thymus (*Zeitschr. f. klin. Med., Breslau*).

1905. GOODALL (A.). The postnatal changes in the thymus of guineapigs and the effects of castration on thymus structure. (*Journ. of Phys.*)

1909. GRAF und LANDSTEINER. Versuche uber die Giftigkeit des Blutserums. *Centralbl. f. Gynäk.*)

1911. HALLION et MOREL. L'innervation vasomotrice du thymus. (*C. R. Soc. B.*)

1895. HAMMAR (J. A.). Zur Kenntniss d. Fettgewebes. (*Arch. f. mikr. Anat.*)

1902. — Studien üb. die Entwickelung d. Vorderdarmes u. einiger angrenzender Organe. (*Arch. f. mikr. Anat.*)

1905. — Ueb. Thymusgewicht u. Thymuspersistenz. (*Verh. d. anat. Ges in Gent.*)

1905. — Ist die Th. beim Frosch ein Lebenswichtigesorgan? (*Pflügers Archiv.*)

1905. — Z. Histogenese u. Involution d. Thymusdrüse. (*An. Anz.*)

1907. — Ueb. die Natur d. kleinen Thymuszellen. (*Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt.*)

1908. — Zur Kenntniss d. Teleostierthymus. (*Arch. f. mikr. An.*)

1909. — 50 Jahre Thymusforschung. (*An. Hesse.*)

— Die Thymus litteratur. (*Annuel, in Zentralbl. f. exp. Medizin.*)

1911. — Ueb. d. gegenwärtigen Stand d. Morph. u. phys. d. Thymusdrüse. (*Wiener med. Woch.*)

1911. — Zur Kenntniss d. Elasmobranchier Thymus. (*Zool. Jahrb. Abt. f. Anat.*)

1913. — Et ANKARSVÄRD (G.) Zur Kentniss der Ganoiden thymus (*Ib.*)

1912. HART (K.) Thymus studien. I. (*Virch. Arch.*)

1832. HAUGSTED. Thymi in homine ac per seriam anim. descr. (*Hafniae.*)

1901. HENDERSSON (J.). On the relation ship of the Th. to the sexual organs. (*Journ. of Physiology.*)

1903. Hertwig. Ueber Korellation von Zell u. Kerngrössen, etc. (*Biol. Zentralblatt.*)

1883. His (W.). Du développ. du thymus. (*Arch. Sc. phys. et nat. Genève.*)

1886. — Ueb. d. Sinus praecervicalis u. die Thymusanlage u. Nachtrag. (*Arch. f. Anat. u. Phys.*)

1889. — Schlundspalten u. Thymusanlage. (*Arch. f. Anat. u. Entw.*)

1912. Holmström (R.). Ueb. das Vorkommen v. Fett u. fettähnlichen Substanzen im Thymusparenchym. (*Arch. f. mikr. Anat.*)

1896. Jacoby (M.). Ueb. die Entwick. der Nebendrüsen d. Schildrüse. (*Anat. Anz.*)

1898. Johnstone (J.). The thymus in the Marsupials. (*Journ. Linn. Soc., Zool.*)

1913. Jolly (J.). Sur les organes lympho-épithéliaux. (*C. R. Soc. B.*)

1913. — Modifications de la bourse de Fabricius à la suite de l'irradiation par les rayons X. (*Ibid.*)

1911. — et Levin (S.). Sur les modific. de poids des org. lymphoïdes à la suite du jeûne. (*Ib.*)

1911. — — Sur les modific. histol. du thymus à la suite du jeûne. (*Ib.*)

1912. — — Evolution des corps de Hassal d. la th. de l'animal jeûneur. (*Ib.*)

1912. — — Sur les modific. histolog. de la rate à la suite du jeûne. (*Ibid.*)

1901. Jones (W.). Ueber das Enzym d. Thymusdrüse. (*Zeitschr. f. phys. Chemie.*)

1903. — On the enzyme of the Thymus. (*Amer. Journ. of Physiol.*)

1909. Jonson (A.). Studien über Thymusinvolution. (*Arch. f. mikr. Anat.*)

1901. Jourdan (Et.). De la valeur du mot endothélium en anatomie. (*Annales de la Fac. des Sc. de Marseille.*)

1912. Jurich (A.). Ueb. die Morph. d. Zungenwurzel. (*Anat. Hesse.*)

1908. Kasarinow (E.). Anatomie d. Gl. Thymus. (*Thèse, St-Pétersb.*)

1887. Kastschenko. Das Schlundspaltengebiet des Hühnchens. (*Arch. f. Anat. u. Phys. An. Abt.*)

1887. — Das Schicksal d. embryonalen Schlundspalten bei Säugetieren. (*Arch. f. mikr. Anat.*)

1898. Klein (A.) Neue Arbeiten üb. die Glandula Thymus. (*Centralbl. f. allg. Path. u. path. An.*)

1910. Klose (H.) u. Vogt (H.). Klinik u. Biologie der Thymusdrüse. (*Beiträge z. klinischen Chirurgie.*)

1895-1897. Kohn. Studien üb. die Schilddrüse. (*Arch. f. mikr. Anat.*)

1901. Koppen (H.). Ueber Epithelien mit netzförmig angeordneten Zellen. (*Zool. Jahrb. Abt. Anat.*)

1884. Krause. Die Anatomie d. Kaninchens. (*Leipzig.*)

1901. Kutscher. Das proteolytische Enzym der Thymus. (*Zeitschr. f. phys. Chemie.*)

1893. Langerhans. u. Sawelieff. Beiträge z. Physiologie d. Brustdrüse. (*Arch. f. path. Anat. u. Phys.*)

1876. Langerhans. Z. Anatomie d. Amphioxus lanceolatus. (*Arch. f. mikr. Anat.*)

1914. Launoy. Thyroïde, parathyroïdes, Thymus (*Paris*).

1902. LETULLE et NATTAN-LARRIER. Identification de certains élém. constitutifs du thymus. (*C. R. Soc. B.*)
1912. LEVIN (S.). Recherches expérimentales sur l'involution du thymus. (*Thèse, Paris.*)
1912. LEVI. I condriosomi nelle cellule secernenti. (*Anat. Anz.*)
1904. LEWIS (Th.). Observations etc. including a preliminary note on the thymus. (*Journ. of. Anat. and Phys.*)
1905. — The avian thymus. (*Journ. of. Physiol.*)
1911. LIEPSCHÜTZ (A.). Zur Frage üb. die Ernährung d. Fische. (*Zeitschr. f. allg. Phys.*)
1899. LIVINI. Sulla distribuzione del tessuto elastico. (*Monitore Zool. ital.*)
1901. — Sviluppo di alcuni organi derivati della regione branchiale negli anfib. urodeli. (*Ib.*)
1899. LOCHTE. Zur Kenntniss d. Epitheloiden Umwandlung d. Thymus. (*Centralbl. allg. Path. u. path. An.*)
1910. LOHMANN. Ueb. die Quellen d. Nahrung d. Meerestiere u. Pütters Untersuch. hierüber. (*Intern. Rev. der gesamten Hydrobiologie.*)
1811. LUCAE. Anat. Untersuch. d. Thymus in Menschen u. Tieren. (*Frankfurt.*)
1908. LUCIEN (M.) et PARISOT (I.). Variations pondérales consécutives à la thymectomie chez le lapin. (*C. R. Soc. B.*)
1909. — La sécrétion interne du thymus. (*Ibid.*)
1887. MALL (F.). Entwickelung d. Branchialbogen u. Spalten d. Hühnchens. (*Arch. f. Anat. u. Phys.*)
1888. — The branchial cleffs in the dog with special reference of the thymusgland. (*Studies from the biolog. labor. of John Hopkins University in Baltimore.*)
1907. MARCUS (H.).Ueber die Thymus. (*An. Anz. Erg. Heft.*)
1908. — Beiträge z. Kenntniss d. Gymnophionen. (*Arch. f. mikr. An.*)
1903. MARVY. Contribution à l'étude du thymus. (*Thèse Lyon.*)
1884. MAURER. Ein Beitrag z. Kenntniss der Pseudobranchien d. Knochenfische. (*Morph. Jahrb.*)
1885. — Schilddrüse u. Thymus d. Teleostiern. (*Ib.*)
1888. — Schilddrüse, Thymus u. Kiemenreste d. Amphibien. *Ib.*
1899. — Die Schilddrüse, Thymus u. andere Schlundspaltenderivate bei d. Eidechse. (*Ib.*)
1909. MAXIMOFF (A).. Untersuch. über Blut u. Bindegewebe. Ueber die Histogenese d. Thymus bei Säugetieren. (*Arch. f. mikr. Anat.*)
1912. — Ueb. die Histogenese d. Thymus bei Amphibien. (*Ib.*)
1913. — Ueb. die embryonale Entwick. d. Thymus bei Selachiern. (*Ib.*)
1888. MAYER (S.). Zur Lehre v. Schilddrüse u. Th. bei Amphibien. (*An. Anz.*)
1912. MAYR (Th.) Die Drüsenknospen Thymus u. Tholus am Metapharynx d. Säuger. (*Morph. Jahrb.*)
1900. MAZIARSKY. Ueber die Lage d. Thymusdrüse... beim Meerschweinchen. (*Anz. d. Akad. d. Wiss. Krakau.*)
1806. MECKEL (Fr.). Abhandlungen aus d. menschl. und vergl. Anatomie u. Physiologie. (*Halle.*)

1903. Mensi. Sull origine e. funzioni dei corpuscoli di Hassal. (*Pediatria.*)
1907. Meves. Ueber Mitochondrien. (*Arch. f. mikr. Anat.*)
1908. Mietens (H.). Zur Kenntniss d. Thymusreticulum. (*Jen. Zeitschr. f. Nat.*)
1910. — Entstehung d. weissen Blutkörperchen u. d. Milz bei Bufo vulg. (*Ib.*)
1912. Nierstrass (N. F.). Die embryonale Entwickelung von Thymus und d. Ultimobranchialenkörper bei Tarsius u. Nicticebus. (*Zool. Jahrb.*)
1913. Noll (A.). Mikroskopischer Nachrweis der Protoplasmalipoide. (*Arch. f. Anat. u. Phys., phys. Abt.*)
1901. Nussbaum u. Prymak. Zur Entwickelungsgeschichte des lymphoiden Elementes d. Thymus bei d. Knochenfischen. (*An. Anz.*)
1902. — u. Machowsky. Die Bildung d. konzentrischen Körperchen u. die phagocytotischen Vorgänge bei der Involution d. Amphibienthymus. (*Ib.*)
1902. Ogata. Untersuchungen über die Herkunft der Blutplättchen. (*Beitr. z. path. Anat.*)
1902. Orgler. Ueber Fettgehalt normaler u. in regressiver Metamorphose befindlichen Thymusdrüsen. (*Virchows Arch.*)
1898. Otto. Beiträge z. vergleichender Anatomie d. gland. Thyroidea u. Thymus der Säugetiere. (*Berichte d. nat. Ges. Freiburg.*)
1910. Pappenheimer (A. M.). A contribution to the normal and path. hist. of the thymusgland. (*Journ. Med. Res.*)
1913. — Further studies of the histology of the thymus. (*Amer. Journ. of. Anat.*)
1914. — The effects of early extirpation of the thymus in albino rats. (*Journ. of exp. Medic.*)
1914. — and Wedel. Observations on a spontaneous typhoid-like epidemic among white rats. (*Journ. of infect. Diseases.*)
1905. Paton (D. N.). The Thymus and Sexualorgans. (*Journ. of. Physiol.*)
1904. — et Goodall (A.). Contribution to the physiology of the thymus. (*Ib.*)
1908. Parisot et Lucien. Etat physiologique et anatomique du th. d. l'athrepsie. (*C. R. Soc. B.*)
1905. Pensa (A.). Osservazioni sulla struttura del Timo. (*An. Anz.*)
1907. Pepere (A.). Di un systema paratiroideo accessario (timico) constante in alcuni mammiferi. (*Giorn. R. Acad. Med. Torino.*)
1901. Peter (K.). Mitteilungen z. Entwickelungsgeschichte d. Eidechse. (*Arch. f. mikr. Anat.*)
1903. Petrone u. Bagala. Die Veränderungen d. Milz u. der Thymus bei exper. Anämie. (*Pediatria.*)
1900. Pettit (A.) et Buchet (G.). Sur le thymus du Marsupiaux. (*Bull. mus. hist. nat. Paris.*)
1909. Pigache et Beclère. Action des Rayons X sur les corps d'Hassal. (*Bull. et mém. Soc. Anat. Paris.*)
1912. — et Worms. Du th. considéré comme glande à sécrétion interne. (*C. R. Ac. Sc.*)
1902. Prenant (A.) et St-Rémy. Sur l'évolution des formations branchiales chez le lézard et l'orvet. (*C. R. Ac. Sc.*)
1893. Prenant (A.). Recherches s. le développement organique et histologique des dérivés branchiaux. (*C. R. Soc. B.*)

1894. — Contrib. à l'étude organique et histologique du Th. de la gl. thyroïde et de la gl. carotidienne. (*Cellule.*)
1896. — Les dérivés branchiaux chez l'orvet. (*Arch. de Physiol.*)
1896. — Sur le développement d. glandes accessives de la gl. thyroïde et celui de la glande carotidienne. (*Anat. Anz.*)
1898. — Sur les dérivés branchiaux des reptiles. (*Bibliogr. Anat.*)
1899. — Rectification au sujet de la communication de M. Maurer. (*Anat. Anz.*)
1902. Prymak (T.). Beiträge z. Kenntniss d. feineren Baues u. der Involution d. Thymusdrüse bei den Teleostiern. (*Anat. Anz.*)
1908. Pütter. Studien z. Vergleich. Physiologie des Stoffwechsels (*Abh. d. kgl. Ges. d. Wiss. zu Göttingen.*)
1909. — Die Ernährung d. Wassertiere u. der Stoffanhalt d. Gewässer. (*Jena.*)
1911. — Die Ernährung d. Wassertiere durch gelöste organische Substanzen. (*Arch. f. gesammte Physiol.*)
1912. — Die Ernährung d. Fische. (*Ib.*)
1910. Rabl. Die Entwickelung d. thyreothymischen System beim Maulwurf. (*Sitzungsber. d. Ak. Wien.*)
1911. — Ueber die Abkömmlinge d. Kiementaschen u. d. Schicksal d. Halsbucht beim Meerschweinchen. (*Verh. Anat. Ges.*)
1911. Regaud et Crémieu. Evolution des corpuscules d'Hassal dans le thymus rœntgenisé. (*C. R. Soc. B.*)
1893. Retterer. Des glandes closes dérivées de l'épithélium digestif. (*Journ. de l'Anat. et Phys.*)
1908. Ritchie (W. T.). The specificity and potency of adrenolytic and thymolytic sera. (*Journ. of Path. a. Bact.*)
1900. Roger (H.) et Ghika (C.). Recherches s. l'anatomie normale et pathologique du thymus. (*Journ. de Phys. et Path. génér.*)
1911. Ruben (R.). Zur Embryologie d. Thymus u. der Parathyroiden beim Meerschweinchen. (*Anat. Anz.*)
1913. Rubner (M.). Die Resorptionsvorgänge der Organzellen. (*Arch. f. Anat. u. Phys., Phys. Abt.*)
1907. Rudberg. Studien über Thymusinvolution. (*Arch. f. An. u. Phys., An. Abt.*)
1880. Saffrey. Etudes sur l'appareil mucipare et sur le système lympathique des poissons. (*Paris.*)
1912. Salkind (J.). Sur l'organisation du Thymus. (*An. Anz.*)
1912. — Sur la thymectomie chez le crapaud. (*C. R. Soc. B.*)
1912. — Z. Vereinfachung d. histologischen Technik. (*Zeitschr. f. wiss. Micros. u. mikr. Techn.*)
1913. — Sur quelques structures fines et formes d'activité du thymus des mammifères. (*Arch. d'Anat. micr.*) (V. aussi Berg, Gerber.)
1893. Schaffer (J.) Ueb. den feineren Bau d. Thymus u. deren Beziehungen z. Blutbildung. (*Sitzungsber. Akad. Wien.*)
1894. — Kritische Bemerkungen üb. einige neue Thymusarbeiten. (*Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Phys.*)

1894. — Ueber die Thymusanlage bei Petromyzon planerii. (*Sitzber. d. Akad. Wien.*)

1906-1907. — Ueber die Thymus von Talpa u. Sorex. (*Zentralbl. f. Physiol.*)

1909. — Ueber Thymus u. Plasmazellen. (*Zentralbl. f. Physiol.*)

1909. — Das Thyreothymische System des Maulwurfs u. der Spitzmaus. (*Sitzungssber. Akad. Wien.*)

1909. Severeanu. Die Lymhgefässe d. Thymus. (*Arch. f. Anat. u. Phys. An. Abt.*)

1885. Schedel (J.). Zellvermehrung in der Thymusdrüse. (*Arch. f. mikr. Anat.*)

1873. Schneider (A.). Ueber die Entwickelungsgeschichte v. Petromyzon. (*Sitz.-ber. d. oberhess. Ges. f. Nat. u. Heilkunde.*)

1911. Schridde. Die Bedeutung d. eosingekörnten Blutzellen in d. menschl. Thymus. (*Munch. med. Woch.*)

1845. Simon. A physiological Essay on the Thymusgland. (*London.*)

1909. Soli. Contributo a la funzione del Timo. (*Arch. de Biol.*)

1910. — Contrib. à la connaissance de la fonction du thymus chez le poulet et quelques mammifères. (*Arch. ital. de Biol.*)

1904. St-Rémy et Prenant. Recherches s. le développ. des dérivés branchiaux chez les sauriens et ophidiens. (*Arch. de Biol.*)

1912. Stellwaag. (F.) Die embryonale Metamorphose d. Mundrachenwand beim Kanarienvogel. (*Morph. Jahrb.*)

1906. Stöhr (Ph.). Ueb. die Natur d. Thymuselemente. (*An. Hefte.*)

1910. — Ueb. die Abstammung. d. kleinen Th.-rindenzellen. (*Ib.*)

1910. Syk. Ueb. die Altersveränderungen in d. Anzahl d. hassalschen Körper (*An. Anz.*)

1897. Symington. Ueb. Thyreoidea, gl. Parothyroidea u. Thymus beim dreizehigen Faultier. (*Arch. f. Anat. u. Phys. An. Abt.*)

1903. Tanaka. Zur Kenntniss d. Milzenzyme. (*Biochem. Zeitschr.*)

1894. Tarulli e Lo Monaco. Sugli effeti della estirpazione del timo. (*Atti del XI*e *cong. med. int. Roma.*)

1909. Tixier et Feldzer. Glandes vasculaires sanguines non décrites juxtathymiques. (*C. R. Soc. B.*)

1887. Tourneux et Hermann. Sur l'évol. histologique du thymus chez l'embr. humain et chez les mammifères. (*C. R. Soc. B.*)

1911. Tria. Le sang de l'animal inanitié. (*Arch. it. de Biologic.*)

1905. Trouessart. Faune mammifère, Algérie, Maroc etc. (*Causer. Sc. de la Soc. Zoolog. France.*)

1861. Turner (W.). Upon the thyroid gland in the cetacea with observations on the relations of the thymus to the thyroid in these and in certain others animals (*Trans. of. the R. Soc. of Edinburg.*)

1896. Verdun. Sur les glandules satellites de la thyroïde du chat et les kystes qui en dérivent. (*C. R. Soc. B.*)

1898. — Sur les dérivés branchiaux du poulet. (*Ib.*)

1898. — Contrib. à l'étude des dérivés branchiaux chez les vert. (*Thèse Toulouse.*)

1899. Ver-Ecke. Structure et modifications fonctionn. du th. de la grenouille. (*Bull. Acad. R. de Med. de Belg.*)

1893. Van Wiehe. Ueber Amphioxus. (*An. Anz.*)

1890. Waldeyer. Die Rückbildung d. Thymus. (*Sitz. d. k. Akad. Wiss. Berlin.*)

1903. Wallisch. Z. Bedeutung d. hassallchen Körperchen. (*Arch. f. mikr. Anat.*)

1913. Wassjutotschkin (A.). Untersuchungen üb. die Histogenese d. Thymus. (*An. Anz.*)

1915. Wassén (A. L.) Boebachtungen an Thymuskulturen in vitro. (*Anat. Helfte.*)

1882. Watney. On the minute anatomy of the thymus. (*Philos. Transact. of the R. Soc.*)

1912. Weidenreich. Die Th. des erwachsenen Menschen als Bildungstätte ungranulierten u. granulierten Leucocyten. (*Munch. med. Woch.*)

1907. Weissenberg (R.). Ueber die quergestreiften Zellen d. Thymus. (*Arch. f. mikr. Anat.*)

1893. Willey. Studies on the protochordata *Quart.* (*Journ. of mikr. Sc.*)

1909. Wolff (M.). Ein einfacher Versuch z. Pütterschen Theorie. (*Internat. Revue d. gesamten Hydrobiologie.*)

1911. Zottermann (A.). Die Schweinethymus als eine Thymus ectoentodermalis. (*An. Anz.*)

1902. Zoya. Sulla permanenza della glandula timo. (*Rendiconti del Instit. lomb. di Sc. e Let.*)

1903. Zuckerkandl. Die Entwickelung d. Schilddrüse u. Thymus bei der Ratte. (*Anat. Hefte.*)

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE III

(Tous les dessins excepté la Fig. 19, sont faits avec l'Apochromate à immersion homogène de 2 mm., ouv. num. 1,30 de *Zeiss*, Ocul.-comp. 12 ou 6, et à l'aide de l'appareil à dessiner d'*Abbe*.)

Fig. 1. — Syncytium épithélial dans un thymus de Chien de 2 semaines. Lymphocytes englobés, mitochondries. Fix. *Benda*; Col. *Altmann-Meves*.

Fig. 2. — Mêmes éléments, même technique — thymus de jeune rat. Une hématie englobée.

Fig. 3. — Image de sécrétion épithéliale dans un thymus de Chien inanitié. Fix. *Benda*; Col. *Benda*.

Fig. 4. — Sécrétion épithéliale dans un thymus de Rat d'un mois. Fix. *Helly*, Bichrom-Osmium ; Col. *Altmann-Meves*.

Fig. 5. — Cellule épithéliale dans un thymus de Chat de Mer. Technique de *Benda*.

Fig. 6. — Même élément dans un thymus de Crapaud. Fix. *Helly*, Bichrom. Osmium ; Col. *Altmann-Meves*.

Fig. 7. — Même élément, chez un Gecko adulte. *Benda*.

Fig. 8. — Même élément, chez une Poule. Fix. *Benda*; Col. *Altmann-Meves*.

Fig. 9. — Début d'englobement d'un lymphocyte dans le thymus de Pigeon. Technique de *Benda*.

Fig. 10. — Grains de sécrétion et fines mitochondries dans le thymus du Juscle. Fix. *Helly*, Bichrom. Osmium ; Col. *Altmann-Meves*.

Fig. 11. — Cellule connective d'un thymus de jeune Chien. Techn. comme 10.

Fig. 12. — Thymus de Poule. Destruction d'un plasmode par des éosinophiles. Formation de cavité ciliée et début de sclérose. Fix. *Flemming*; Col. *Altmann*, puis Br H.

Fig. 13. — Bord d'un follicule thymique de Chauve-Souris, relations entre l'épithélium et le connectif. *Zenker*. Br H.

Fig. 14. — Têtard de Crapaud. Grains de vermillon dans les branchies et les phagocytes. Formol. Brillant-schwartz.

Fig. 15. — Thymus de Geai. Pseudomyoïde en relation avec le connectif. *Zenker*, Br H.

Fig. 16. — Thymus d'Agame. Pseudomyoïde connectif (à comparer avec le schéma de la fig. XXIX).

Fig. 17. — Formation de cyste cilié au dépens d'un corps d'Hassal. Thymus de Chien. Fix. Chaleur humide, Br H.

Fig. 18. — Thymus de Chat pilocarpinisé. Images de sécrétion, de pycnose. Relations entre épithélium et connectif. Technique comme 12.

Fig. 19. — Thymus de *Clemmys leprosa*, vrais myoïdes et leurs relations avec le connectif. *Flemming*, Br H., Obj. C, Oc. 2.

PLANCHE IV

Fig. 20. — Thymus d'embryon de Rat de 15 mm. ; pénétration du connectif dans l'ébauche épithéliale. Fix. *Zenker*; Col. T-E-N.

Fig. 21. — Cell. épithéliale à structure réticulée, quasimyoïde, dans un thymus de Chien. Même technique que 20.

Fig. 22. — Thymus de Chien, cell. épithéliale « claire ». Même technique.

Fig. 23. — Même objet et technique, cell. épith. « foncée ».

Fig. 24. — Même objet et technique, « lymphocyte à prolongement ».

Fig. 25. — Thymus d'Agame. Cell. épith. en sécrétion. Frottis à l'alcool absolu; Col. T-E-N.

Fig. 26. — Thymus de Poule, plasmode épithélial. *Flemming*, T-E-N alcalin.

Fig. 27. — Corps d'Hassal avec cellule « claire » au centre. *Zenker*, gomme-gélatine, T-E-N.

Fig. 28. — Corps d'Hassal avec substance centrale et gouttes de graisse. Thymus de Hérisson. Même technique que 27.

Fig. 29. — Cell. épith. et lymphocyte dans un thymus de Chien. Mitochondries. Fix. à la chaleur humide, T-E-N, montage au miel.

Fig. 30. — Thymus de Rat digéré par la pancréatine. Réticulum connectif et grains naphtolophiles ; Col. T-E-N.

Fig. 31. — Mastzelle thymique à témoins naphtolophiles. Lézard des murailles. Alcool absolu. T-E-N.

Fig. 32. — Même objet et technique, phagocyte connectif.

Fig. 33. — Cellule muqueuse dans une agglomération épithéliale d'un thymus de Crapaud. Fix. *Tellyesnitzky*, T-E-N.

PLANCHE V

Fig. 34. — Embr. de Chien de 14 mm. Partie inférieure de l'ébauche thymique ; en dessous, destruction de la vésicule ectodermique. Fix. : Sublimé-bichromate + Formol-acétique, Bichromate-Osmium; Col. au T-E-N.

Fig. 35. — Embr. de Chien de 17 mm. Début de la pénétration d'éléments connectifs dans l'ébauche thymique. Même technique que 34.

Fig. 36. — Autre embr. de 17 mm. « Cellules foncées » dans l'ébauche thymique. Même technique.

Fig. 37. — Embr. de 21 mm. Envahissement connectif de l'ébauche thymique. Même technique.

Fig. 38. — Embr. de 27 mm. Même fixation, T-E-N alcalin. Mitose épithéliale.

Fig. 39. — Même objet et technique. Mitose de lymphocyte.

Fig. 40. — Même objet et technique. Mitose connective.

Fig. 41. — « Cellules foncées » dans le nodule épithélial juxtathymique chez un embryon de Chien de 14 mm. (à comparer avec Fig. 36). Technique comme 34.

Fig. 42. — Embr. de Poulet de 9 jours. Envahissement connectif de l'ébauche épithéliale. *Helly*, T-E-N.

Fig. 43. — Cellule épithéliale de Poulet à l'éclosion. Structure réticulaire, substance granuleuse, mitochondries, *Flemming*, Hematoxyline au fer.

Fig. 44. — Thymus d'Uromastix. Pseudomyoïdes, dont un dans un corps d'Hassal en destruction. A côté englobement et sécrétion. Fixateur d'*Altmann*, T-E-N.

Fig. 45. — Capillaire entouré de cellules épithéliales en sécrétion. Thymus de Crapaud. Technique comme 44.

Fig. 46. — « Lymphocyte à prolongement » en relation avec le connectif. Têtard de *Hyla* de 7 mm. *Zenker*, T-E-N.

Fig. 47. — Juscle de 9 mm. partie latérale du thymus ; prolifération connective, sécrétion épithéliale. *Flemming*. T-E-N.

Fig. 48. — Thymus d'Ammocœtes de 12 mm. ; éléments épithéliaux en sécrétion, une mitose ; prolifération du connectif. Sublimé, T-E-N.

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
Tome 55, p. 323 à 346
1er Décembre 1915

BIOSPEOLOGICA

XXXVI [1]

NOTOSTIGMOPHORA, SCOLOPENDROMORPHA GEOPHILOMORPHA (MYRIAPODES)

(PREMIÈRE SÉRIE)

PAR

H. RIBAUT

Professeur à la Faculté de Médecine de Toulouse

TABLE DES MATIÈRES

1. Voir pour BIOSPEOLOGICA I à XXXV, ces ARCHIVES, tomes VI, VII, VIII et IX, de la 4e série, tomes I, II, IV, V, VI, VIII, IX et X, de la 5e série et tomes 52, 53 et 54.

INTRODUCTION

J'étudie ici les Chilopodes des récoltes spéologiques 1 à 723 à l'exclusion des *Lithobiomorpha* réservés pour un mémoire ultérieur.

Comparé au matériel fourni par les *Lithobiomorpha*, celui-ci est très restreint à la fois par la quantité des individus et par la variété des formes.

Des trois ordres étudiés, seul celui des *Scolopendromorpha* a fourni des formes que l'on est en droit de considérer comme troglobies (*Otostigmus troglodytes* Rib. et *Cryptops longicornis* n. sp.) ; leur principal caractère d'adaptation réside dans l'allongement considérable des articles des antennes. Avant les recherches de MM. RACOVITZA et JEANNEL et de leurs collaborateurs, aucune forme troglobie n'avait été signalée, à ma connaissance, dans cet ordre. Les deux autres, *Notostigmophora* et *Geophilomorpha* n'ont donné que des espèces de plein air ne paraissant en aucune façon modifiées par leur habitat spécial, qui doit être accidentel ou, en tout cas, réalisé depuis un petit nombre de générations. Il se pourrait cependant que les *Geophilomorpha*, normalement aveugles et menant en général une vie terricole, soient actuellement réfractaires à toute modification un peu apparente due aux conditions d'existence dans les grottes.

NOTOSTIGMOPHORA

Famille **SCUTIGERIDÆ**

Scutigera coleoptrata (Linné 1758)

Département des Alpes-Maritimes (*France*). — Le Perthus del Drac, commune de Lucéram, canton de l'Escarène (11-IV. 11), n° 433.

Une larve.

Ballonema Jeanneli Ribaut 1914

Province de Tanga (*Afrique orientale allemande*). — Grotte A du Kulumuzi, Kyomoni, district de Tanga (16-IV. 12), n° 534. (ALLUAUD et JEANNEL leg.).

Une femelle.

SCOLOPENDROMORPHA

Famille CRYPTOPIDÆ

Cryptops longicornis n. sp.

(Fig. I à VII).

Provincia de Malaga (*Espagne*). — Cueva del Cerro de la Pileta, termino municipal de Benaoján, partido de Ronda (15-IV. 12), nº 508 (Breuil leg.).

Un individu de 38 millimètres de long et 2 millimètres de large. Jaune pâle, sans trace de pigment vert. Pilosité de développement moyen. Tête et tergites presque lisses.

Ecusson céphalique aussi long que large (après étalement), muni de deux tronçons de sutures longitudinales qui s'étendent seulement sur le cinquième postérieur et de deux tronçons antérieurs, très obliques, aboutissant au niveau du bord externe de la fosse antennaire. Antennes extraordinairement longues : 13 millimètres, soit 7 fois la longueur de l'écusson céphalique, composées de 17 articles très allongés (le 10e, par exemple, est 4,5 fois plus long que large).

Premier tergite avec 1º une suture transversale située au sixième antérieur, complète, régulièrement arquée ; 2º une suture transversale de chaque côté près du bord postérieur. Pas de sutures longitudinales. Son bord antérieur est recouvert par l'écusson céphalique.

Les sutures longitudinales médianes apparaissent au 2e tergite dont elles occupent seulement le tiers postérieur ; elles sont presque complètes au 3e et complètes au 4e jusqu'au 20e inclus. Les sutures longitudinales latérales existent à partir du 4e tergite. Les sutures obliques apparaissent dès le 2e tergite.

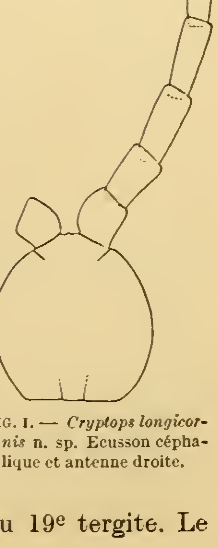


Fig. I. — *Cryptops longicornis* n. sp. Ecusson céphalique et antenne droite.

Les sillons latéraux courbes se rencontrent du 3e au 19e tergite. Le

prétergite est muni de sutures longitudinales médianes, très divergentes vers l'avant, à partir du 2[e] segment. A partir du 5[e] segment, les tergites portent une carène médiane assez nette, qui a disparu au 20[e].

Le 21[e] tergite est fortement prolongé en arrière en un lobe triangulaire et porte une fossette médiane oblongue très étendue. Il est dépourvu de carène et de stries. Il est seul rebordé sur les côtés.

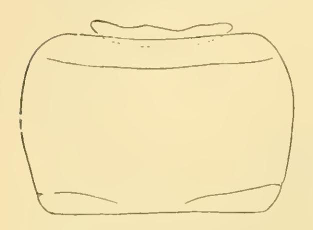


Fig. II. — *Cryptops longicornis* n. sp. Premier tergite.

Sternites avec un sillon longitudinal et un sillon transverse, sauf aux 20[e] et 21[e] segments. Ils sont relativement allongés (le 4[e] est environ 2 fois plus long que large). Le dernier sternite est largement arrondi à son bord postérieur.

Pattes très allongées (par exemple, la longueur de la 5[e] est 5,5 fois plus grande que la largeur au milieu du sternite correspondant), pourvues de soies nombreuses parmi lesquelles un certain nombre sont plus robustes

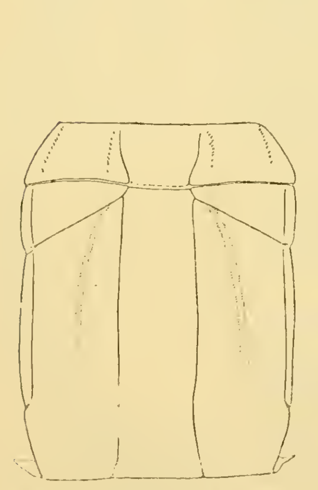


Fig. III. — *Cryptops longicornis* n. sp. Cinquièmes tergite et prétergite.

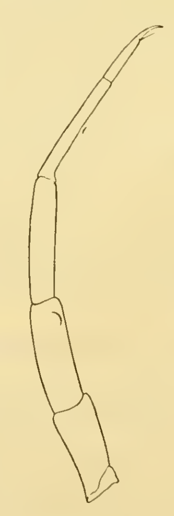


Fig. IV. — *Cryptops longicornis* n. sp. Cinquième patte.

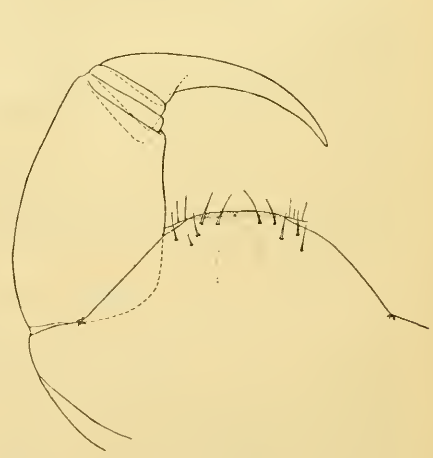


Fig. V. — *Cryptops longicornis* n. sp. Forcipule droite et bord antérieur du coxosternum forcipulaire.

et de couleur brune, mais ne présentent pas nettement un caractère spiniforme. Tarses biarticulés.

Les pattes terminales manquent. Pseudopleures à bord postérieur à peu près rectiligne ; champ poreux atteignant le bord postérieur, composé d'une soixantaine de pores.

Zone prélabiale sans trace de triangles prélabial et postantennaire. Contre le labre, deux rangées transversales de soies, l'antérieure de 1 + 1 soies, la postérieure de 16 soies ; une rangée médiane longitudinale de 4 soies ; 2 soies postantennaires.

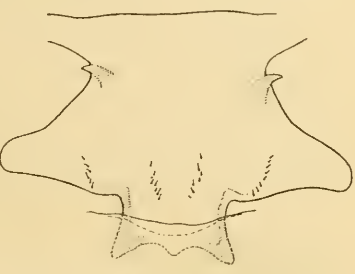


Fig. vi. — *Cryptops longicornis* n. sp. Premier sternite.

Le labre ne présente pas de particularités.

Mandibules composées de 10 lames pectinées et d'une lame dentée. Celle-ci est formée à droite de 5 dents, à gauche de 4 dents. La première dent, à partir de l'angle dorsal, est simple, la suivante bifide et les deux autres (à gauche) ou les trois autres (à droite) trifides. L'angle dorsal, frangé, est particulièrement saillant en un lobe arrondi.

Première mâchoire semblable à celle de *Cryptops anomalans*. Deuxième mâchoire à articles des telopodites relativement allongés.

Fig. vii. — *Cryptops longicornis* n. sp. Quatrième sternite (*m.* : métacoxite).

Bord antérieur du coxosternum forcipulaire non proéminent, presque rectiligne, dépourvu de soies ; à une faible distance du bord, en arrière, se trouvent 2 + 2 soies.

Endosternite, au moins sur les cinq premiers segments [1], aussi développé que chez les *Trigonocryptops* typiques, nettement trifide dans les trois premiers. Sur les 4e et 5e, les angles postérieurs sont seuls prolongés, le milieu du bord postérieur est simplement convexe. En avant, à parti du 3e segment, existe un champ triangulaire limité par une suture, sauf sur sa partie médiane ; il n'y a pas trace des champs triangulaires latéraux. Le suprasternite reste intimement et entièrement soudé au sternite au moins jusqu'au 5e segment, alors que

1. Seuls les cinq premiers segments ont été préparés.

chez les espèces que j'ai examinées jusqu'ici à ce point de vue, cette soudure complète n'existe au plus que dans les deux premiers segments. Il porte, à partir du 4e segment, une fissure sur le bord antérieur ; mais elle est située en dehors de la ligne de soies courtes et ne représente pas, par conséquent, une amorce de la séparation du suprasternite d'avec le sternite. Le métacoxite est soudé au suprasternite et au sternite dans les deux premiers segments ; il s'en sépare complètement à partir du troisième ; jusqu'au 5e, il paraît simple et son bord postérieur reste éloigné du suprasternite. Stigmates ovales.

Cette espèce est tout à fait remarquable par l'allongement considérable des antennes et des pattes, que ne présente aucune espèce de plein air connue jusqu'ici. C'est là, d'ailleurs, le seul caractère qui indique une adaptation à la vie obscuricole. Les téguments sont pâles, mais cette teinte se rencontre fréquemment chez des espèces de plein air.

Cryptops trisulcatus Brölemann 1902

(Fig. VIII à XIV).

Cryptops biscarensis trisulcatus Bröl. 1902.

Département d'Alger (*Algérie*). — Ifri Maareb, Djebel Azerou Tidjer, commune de Michelet-Djurdjura (10-VII. 11), n° 436 A, entrée de la grotte.

Un individu.

Département des Pyrénées-Orientales (*France*). — Grotte de Sainte-Madeleine, commune et canton de Saint-Paul-de-Fenouillet, (18-VI. 09), n° 271.

Un individu.

Cette espèce était connue jusqu'ici du Sud de la France (Alpes-Maritimes et Pyrénées-Orientales), de la Corse et des Canaries (Ténériffe).

Aux descriptions données par l'auteur et par Kraepelin, il convient d'ajouter les renseignements suivants :

A. — Exemplaire de la grotte de Sainte-Madeleine :

Tête un peu plus longue que large (1,15). Les sutures longitudinales sont réduites à un tronçon postérieur occupant le 5e de la longueur de l'écusson et à un tronçon antérieur d'une remarquable obliquité, aboutissant en avant en un point du bord de l'écusson assez éloigné de la cavité

antennaire. Les deux tronçons postérieurs sont convergents [1]. La suture médiane impaire interantennaire signalée et dessinée par KRAEPELIN

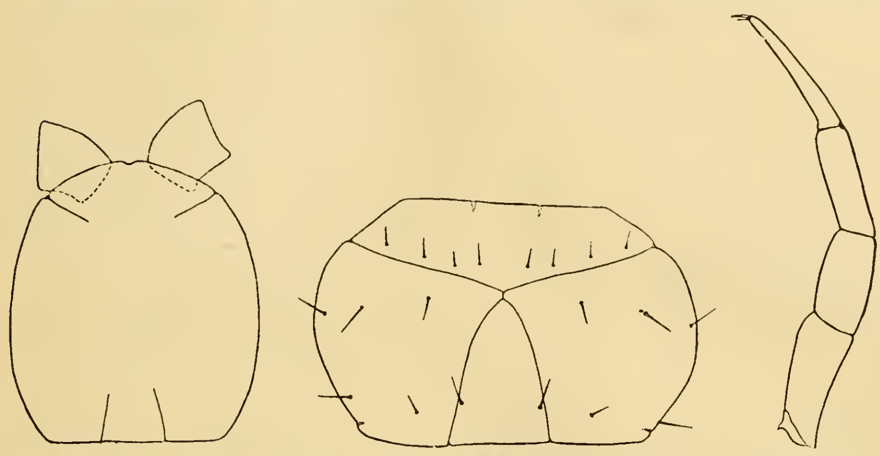


FIG. VIII. — *Cryptops trisulcatus* Bröl. (récolte n° 271). Ecusson céphalique.

FIG. IX. — *Cryptops trisulcatus* Bröl. (récolte n° 271). Premier tergite.

FIG. X. — *Cryptops trisulcatus* Bröl. (récolte n° 271). Cinquième patte.

n'existe pas. Antennes 3,2 fois plus longues que l'écusson céphalique.

Le milieu de la suture transversale du premier tergite est situé un peu en arrière du tiers antérieur. Les sutures longitudinales se réunissent en

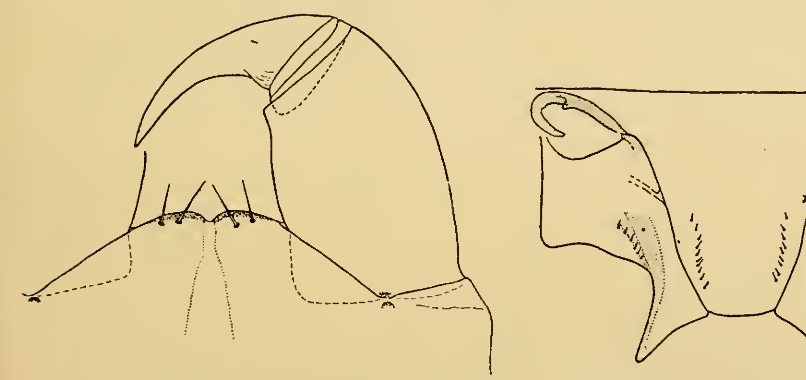


FIG. XI. — *Cryptops trisulcatus* Bröl. (récolte n° 271). Forcipule gauche et bord antérieur du coxosternum forcipulaire.

FIG. XII. — *Cryptops trisulcatus* Bröl. (récolte n° 271). Premier sternite.

un tronc médian, un peu avant d'aboutir à la suture transversale [2].

Les sutures longitudinales médianes des tergites et des prétergites sont

1. Sur un exemplaire de la forêt de Don (Var) ils sont sensiblement parallèles.

2. Cette disposition qui diffère de celle décrite par Kraepelin se retrouve identique dans l'exemplaire de la forêt de Don dont il vient d'être question.

complètes à partir du 2e segment. Les sutures longitudinales latérales et les sutures obliques des tergites font défaut. Les sillons courbes latéraux apparaissent au 3e tergite et la bande épaissie qui leur correspond est très nettement délimitée.

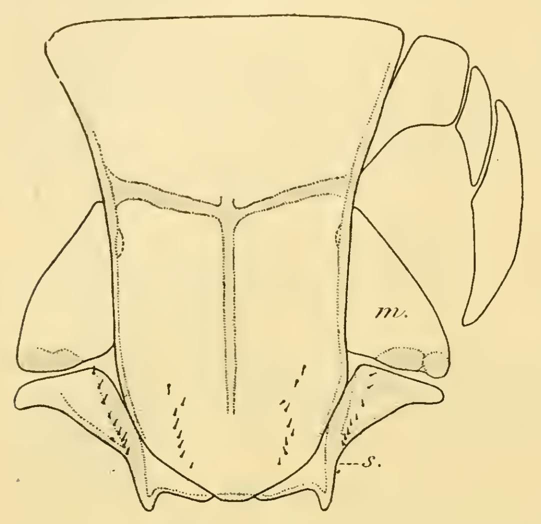


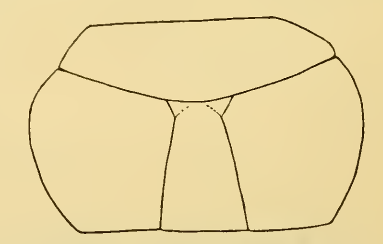
FIG. XIII. — *Cryptops trisulcatus* Bröl. (récolte n° 271). Quatrième sternite. (*m* : métacoxite, *s* : suprasternite).

Pattes normalement allongées ; la longueur de la 5e, par exemple, est 3,7 fois plus grande que la largeur au milieu du sternite correspondant.

Zone prélabiale sans sutures, par conséquent ni triangle prélabial, ni triangle postantennaire. Sur les deux tiers antérieurs s'étend un sillon longitudinal médian. Une rangée transversale de 12 soies immédiatement en avant du labre, 1 + 1 soies postantennaires et une rangée longitudinale de 3 soies de chaque côté du sillon.

Mandibules munies de 9 lames pectinées et d'une lame dentée composée, à droite, de 5 dents dont les 4 premières ventrales sont bifides et la 5e trifide, à gauche, de 4 dents dont les 3 premières sont bifides et la 4e trifide.

Les mâchoires ne présentent rien de particulier.


FIG. XIV. — *Cryptops trisulcatus* Bröl. (récolte n° 436 A). Premier tergite.

Le sternite est séparé dès le premier segment du métacoxite et du suprasternite. Le métacoxite est soudé au suprasternite dans les deux premiers segments, mais dès le premier s'ébauche la séparation, qui est complète au troisième. Au moins du 3e au 5e segment, il est simple et son bord postérieur est presque au contact du suprasternite et porte une ou plusieurs plaques chitineuses lisses. Le suprasternite a la forme très caractéristique d'une botte dont la pointe atteint, en arrière du sternite, une position très rapprochée de la ligne médiane. Il présente une bande d'épaississement allant du bord antérieur de la tige de la botte jusque dans

le talon et du talon à la pointe, en dessinant la semelle. Le bord postérieur du sternite, situé entre les pointes du suprasternite présente une bande étroite épaissie. L'épaississement médian longitudinal des sternites est très développé en arrière de la bande transverse.

B. — L'exemplaire d'Algérie, plus jeune que le précédent, concorde remarquablement avec lui, au sujet des caractères que je viens de signaler, sauf sur les points suivants : 1° les tronçons postérieurs des sutures de l'écusson céphalique n'occupent que le dixième de sa longueur ; 2° les sutures longitudinales du premier tergite, au lieu de se réunir au milieu en avant, se bifurquent en formant une sorte de W dont les branches internes sont à peine marquées ; 3° l'ébauche de séparation entre le métacoxite et le suprasternite n'existe pas au premier segment.

Cryptops hortensis Leach 1815

(Fig. XV à XVII).

Département de l'Ariège (*France*). — Grotte de Capètes, commune de Freychenet, canton de Foix (15-V, 08), n° 218.

Département des Bouches-du-Rhône (*France*). — Baume Roland, commune et canton de Marseille (14-IV. 11), n° 477.

Département du Gard (*France*). — Galeries de la Mérindole, commune et canton de Pont-Saint-Esprit (15-V. 12), n° 544 (Magdelaine leg.).

Département de la Haute-Garonne (*France*). — Grotte de Bacuran, commune de Montmaurin, canton de Boulogne-sur-Gesse (8-VII. 10), n° 358.

Département de l'Hérault (*France*). — Grotte de la Fontaine Froide, commune de La Caunette, canton d'Olonzac (2-VIII. 12), n° 545 (Magdelaine leg.).

Tous ces exemplaires sont identiques à ceux de plein air.

Quelques caractères de cette espèce, très commune dans toute l'Europe occidentale et centrale, ont été passés sous silence dans les nombreuses descriptions qui en ont été données, en particulier la structure de la partie postérieure des sternites, que je considère comme de la plus haute importance pour la caractérisation des espèces du genre *Cryptops*. C'est d'eux qu'il est question dans ce qui suit.

L'écusson céphalique ne porte que deux tronçons antérieurs de sutures longitudinales ; ils sont fortement obliques et aboutissent au bord externe des cavités antennaires.

Le premier tergite est muni de deux tronçons de suture transversale près du bord postérieur.

Les sutures longitudinales médianes des tergites paraissent manquer constamment au deuxième, elles apparaissent au 3e, 4e ou 5e et ne sont complètes qu'au 5e, 6e ou 7e. Celles des prétergites existent dès le 2e. Les sutures longitudinales latérales apparaissent au 4e tergite. Les sutures obliques commencent au 2e tergite et persistent souvent jusqu'au 12e. L'épaississement correspondant au sillon courbe est toujours vague.

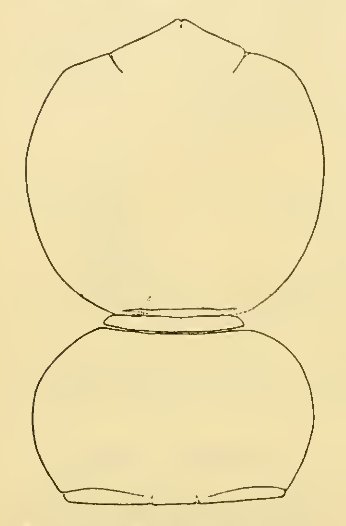


Fig. xv. — *Cryptops hortensis* Leach (St-Béat). Tête et premier tergite étalés.

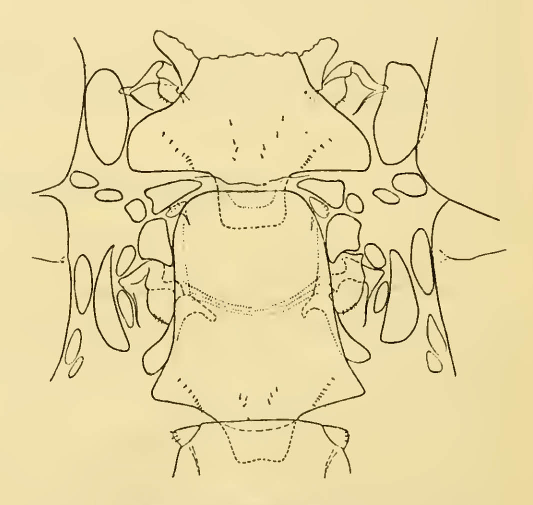


Fig. xvi. — *Cryptops hortensis* Leach (St-Béat). Sternites 1 et 2.

La zone prélabiale est dépourvue de triangles prélabial et postantennaire.

Les mandibules ont 4 dents à gauche et 5 à droite. Leur lobe frangé est très développé.

Le bord antérieur du coxosternum forcipulaire est presque rectiligne avec une très faible encoche médiane. Le terme de « zweibogig » employé par Kraepelin à propos de cette espèce est exagéré et peut prêter à confusion. 4 + 4 soies sont implantées exactement sur le bord.

La longueur de la 5e patte est seulement 2,7 fois plus grande que la largeur au milieu du sternite correspondant.

L'épaississement longitudinal médian des sternites est seulement amorcé en avant et en arrière de l'épaississement transverse.

Au premier segment, le métacoxite, le suprasternite et le sternite ne

forment qu'un bloc (disposition *a*). Au deuxième segment, le métacoxite est isolé, mais le suprasternite et le sternite restent soudés (disposition *b*). Au 3e segment, le suprasternite se détache du sternite sous forme d'une plaque vaguement quadrangulaire qui est comme enchâssée dans le sternite ; la partie du bord postérieur de ce dernier située entre les suprasternites forme une large bande épaissie (disposition *c*). A partir du 4e segment, un, puis deux îlots circulaires se détachent du suprasternite en avant, sur le bord qui regarde le métacoxite (disposition *d*). A partir du 7e segment, un îlot se détache du milieu du bord postérieur du sternite (disposition *e*). A partir du 11e segment, deux îlots latéraux se détachent du bord postérieur du sternite (disposition *f*). A partir du 15e, les troisiîlots détachés du bord postérieur du sternite disparaissent (disposition *g*). A partir du 18e, la bande épaissie du bord postérieur du sternite de laquelle s'étaient détachés les trois îlots disparaît à son tour et le suprasternite se trouve divisé en autant de petits îlots circulaires qu'il y a de soies dans la rangée longitudinale (disposition *h*). Au 20e segment, le métacoxite a disparu et le suprasternite est réduit à deux petits îlots (disposition *i*).

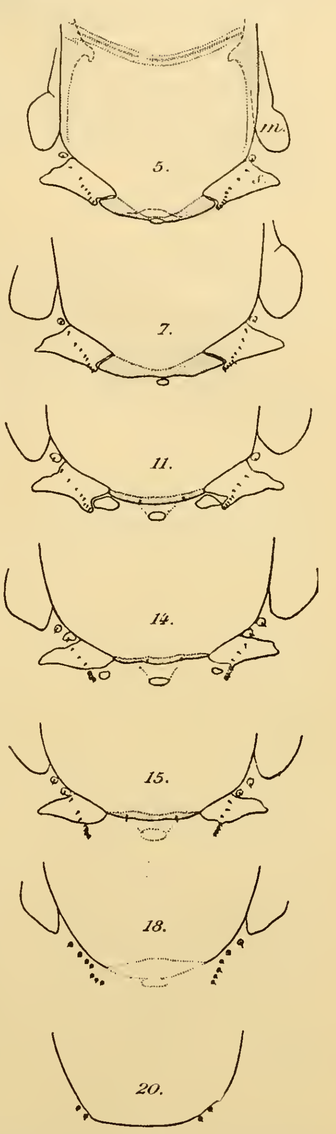


FIG. XVII. — *Cryptops hortensis* Leach (St-Béat). Sternites 5, 7, 11, 14, 15, 18 et 20. (*m* : métacoxite; *s* : suprasternite).

Ces caractères, relatifs aux parties ventrales ont été relevés sur un exemplaire de grande taille provenant de Saint-Béat (Haute-Garonne). Sur un petit exemplaire de même provenance, nous trouvons la disposition *a* au segment 1, la disposition *b* aux segments 2, 3 et 4, la disposition *c* aux segments 5 et 6, la disposition *d* à partir du segment 7, la disposition *e* à partir du segment 10. La disposition *f* ne s'observe pas. Les dispositions *g* et *h* apparaissent en même temps au segment 17. La disposition *i* existe au segment 20.

Cryptops omissus n. sp.

(Fig. XVIII à XXII).

Province de Seyidié (*Afrique orientale anglaise*). — Grotte A de Shimoni, Shimoni, district de Seyidié (9-XI. 11), n° 532 A, (Alluaud et Jeannel leg.).

Un individu (1).

Longueur, 9 millimètres ; largeur, 0,7 millimètres. Jaune sans pigment vert. Tête et tergites presque lisses. Pilosité peu développée.

Ecusson céphalique aussi long que large, muni de deux tronçons postérieurs très courts de sutures longitudinales. Les tronçons antérieurs

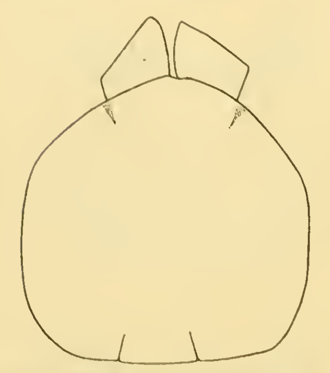


Fig. xviii. — *Cryptops omissus* n. sp. Ecusson céphalique.

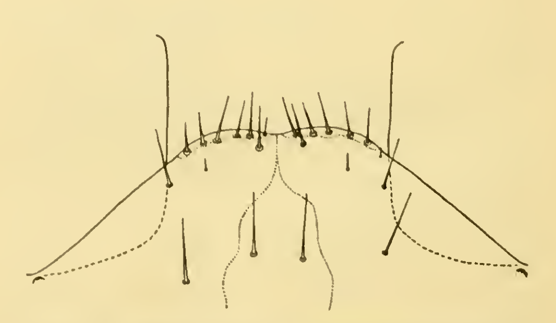


Fig. xix. — *Cryptops omissus* n. sp. Bord antérieur du coxosternum forcipulaire.

obliques n'existent pas ; ils sont représentés par une zone éclaircie qui aboutit au bord externe de la cavité antennaire. Antennes de longueur normale ; le 10e article est 1,3 fois plus long que large.

Premier tergite recouvrant le bord postérieur de l'écusson céphalique, sans sutures ni fossette. Les sutures longitudinales médianes des tergites apparaissent au 5e, sont complètes au 7e et disparaissent au 20e. Celles des prétergites apparaissent au 3e. Pas de sutures longitudinales latérales, ni de sutures obliques. Les sillons latéraux courbes apparaissent au 4e et

1. Dans l'étude que j'ai faite et publiée des matériaux récoltés par MM. Alluaud et Jeannel en Afrique orientale, j'avais volontairement laissé de côté cet échantillon incomplet, estimant que sans les pattes terminales son identification était impossible. J'ai depuis changé d'idée à ce sujet. J'estime, au contraire, que les caractères relatifs aux stries de l'écusson céphalique et du premier tergite, la forme et la pilosité du bord antérieur du coxosternum forcipulaire et la structure des sternites, ainsi que celle des parties qui les environnent peuvent suffire par leur combinaison à identifier une espèce de *Cryptops*. La forme des pattes terminales, bien qu'importante à connaître, ne constitue qu'un élément sans plus de valeur que les autres.

disparaissent au 21e. Ce dernier est seul rebordé latéralement ; il porte en son milieu, sur presque toute sa longueur, une fossette oblongue. Pas de carènes aux tergites.

Sternites avec un sillon longitudinal et un sillon transverse.

Pattes relativement courtes ; la longueur de la 5e, par exemple, est seulement 2,4 fois plus grande que la largeur au milieu du sternite correspondant. Tarses des 19 premières pattes monoarticulés. Pas de soies foncées. Champs poreux des pseudopleures composés d'une dizaine de pores, n'atteignant pas le niveau du bord postérieur du sternite. Les pattes terminales manquent.

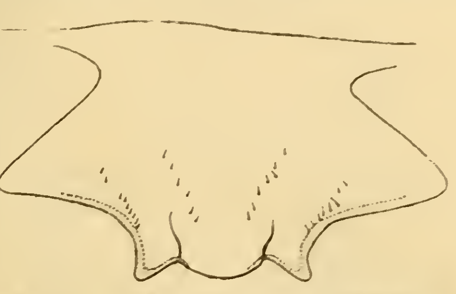


Fig. xx. — *Cryptops omissus* n. sp. Premier sternite.

Zone prélabiale sans trace de triangles prélabial et postantennaire. Une rangée transversale de 5 soies contre le labre, 2 soies postantennaires et une rangée longitudinale de 3 soies mal alignées.

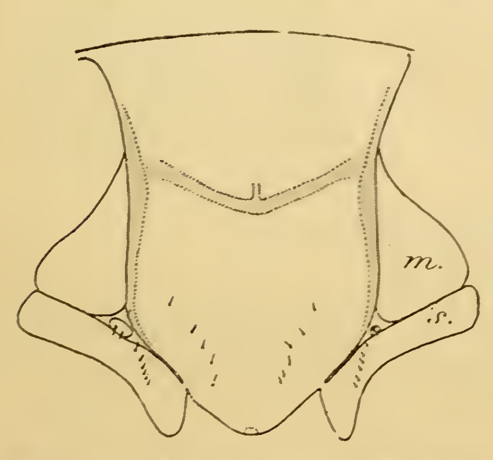


Fig. xxi. — *Cryptops omissus* n. sp. Deuxième sternite. (*m* : métacoxite, *s* : suprasternite).

Lame dentée composée de 4 dents pour la mandibule gauche, de 5 dents pour la droite. Lobe frangé à peine saillant.

Bord antérieur du coxosternum forcipulaire peu saillant, à peine échancré au milieu, un peu épaissi, muni de 5 + 6 soies implantées sur la limite postérieure de l'épaississement ; un peu en arrière de cette rangée, 1 + 1 soies près de la ligne médiane.

Le métacoxite, le suprasternite et le sternite sont soudés dans le premier segment ; dès le deuxième, la séparation de ces trois pièces est complète et un îlot s'est détaché du suprasternite entre son bord antérieur et le bord postérieur du métacoxite. L'angle postéro-interne du suprasternite est fortement saillant, bien détaché du sternite. Le bord postérieur

de ce dernier ne présente pas d'épaississement chitineux bien net. L'épaississement médian longitudinal des sternites est nul en arrière de l'épaississement transverse. Stigmates ovales.

Cette espèce est très voisine de *Cryptops australis* Newp. Elle en diffère : 1° par la présence des tronçons postérieurs de sutures longitudinales à l'écusson céphalique ; 2° par la forme du bord antérieur du coxosternum forcipulaire, plus saillant, moins tronqué et par sa pilosité plus abondante ; 3° par l'absence d'épaississement chitineux bien net au bord postérieur des sternites ; 4° par le fort prolongement du suprasternite en arrière de son point de contact avec le sternite ; 5° par la forme des lobes externes du milieu du bord postérieur du sterno-suprasternite du 1er segment, qui sont aigus et divariqués.

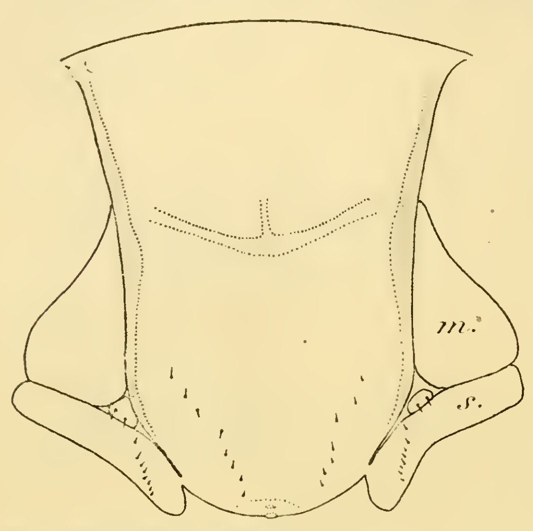


Fig. XXII. — *Cryptops omissus* n. sp. Quatrième sternite. (*m* : métacoxite, *s* : suprasternite.)

Cryptops australis Newport 1845

(Fig. XXIII à XXV).

Province de Tanga (*Afrique orientale allemande*). — Grotte C du Kulumuzi, Kyomoni, district de Tanga (16-IV. 12), n° 536 (Alluaud et Jeannel leg.).

Un individu (1).

Cette espèce n'a été signalée jusqu'ici qu'en Australie et en Nouvelle-Zélande. Elle existe aussi dans les îles Loyalty et les Nouvelles-Hébrides.

Longueur : 13 millimètres, largeur : 1 millimètre. Jaune sans pigment vert. Tête et tergites presque lisses. Pilosité assez développée.

1. Même observation que pour *Cryptops omissus*.

Ecusson céphalique aussi long que large, sans trace de sutures ni au bord postérieur, ni en arrière des antennes. Celles-ci, de longueur normale ; le 10e article 1,2 fois plus long que large.

Premier tergite sans sutures ni fossette, recouvrant le bord postérieur de l'écusson céphalique. Sutures longitudinales médianes des tergites apparaissant au 4e sous la forme d'un tronçon postérieur ; aux 5e et 6e, existent un tronçon postérieur et un antérieur ; ces stries sont complètes du 7e au 20e inclus. Pas de sutures longitudinales latérales ni de sutures obliques. Sillons latéraux courbes apparaissant au 4e tergite ; les 20e et 21e en sont dépourvus. Pas de carènes aux tergites. Seul le 21e est rebordé latéralement ; il est déprimé en son milieu, à peu près sur toute la longueur.

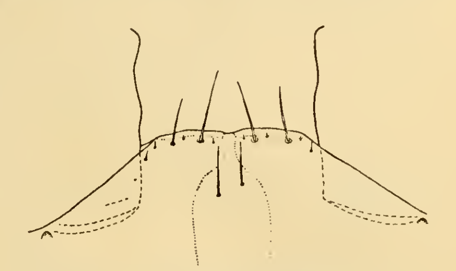


Fig. xxiii. — *Cryptops australis* Newp. Bord antérieur du coxosternum forcipulaire.

Sternites avec un sillon longitudinal et un transversal jusqu'au 20e.

Pattes assez allongées ; la longueur de la 5e, par exemple, est 4 fois plus grande que la largeur au milieu du sternite correspondant. Tarses des 19 premières pattes monoarticulés. Des soies foncées sur un certain nombre de pattes de la région postérieure et à l'extrémité des pseudopleures. Champ poreux d'une quinzaine de pores n'atteignant pas, en arrière, le niveau du bord postérieur du sternite. Les pattes terminales manquent.

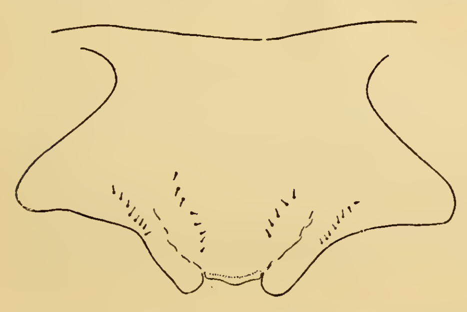


Fig. xxiv. — *Cryptops australis* Newp. Premier sternite.

Zone prélabiale sans trace de triangles prélabial et postantennaire. Une rangée transversale de 6 soies contre le labre, 2 soies postantennaires et une double rangée longitudinale médiane de 3 + 3 soies.

Lame dentée formée de 4 dents à la mandibule gauche et de 5 dents à la droite ; lobe frangé peu saillant.

Bord antérieur du coxosternum forcipulaire peu proéminent, presque droit, à peine échancré au milieu, sans soies ; à une certaine distance du

bord se trouvent 2 + 2 soies longues et 3 + 3 soies extrêmement courtes.

Métacoxite, suprasternite et sternite soudés dans le premier segment. Ils sont séparés à partir du deuxième, ainsi qu'un îlot entre le métacoxite et le suprasternite. Bord postérieur du sternite avec une bande étroite fortement épaissie. Suprasternite ne dépassant pas, en arrière, le bord postérieur du sternite, paraissant articulé par son angle interne, qui est fortement épaissi, avec l'extrémité de la bande chitineuse du sternite. Epaississement médian longitudinal du sternite formant un tronçon net et court en avant de l'épaississement transverse et un autre plus long, mais moins net en arrière. Stigmates ovales.

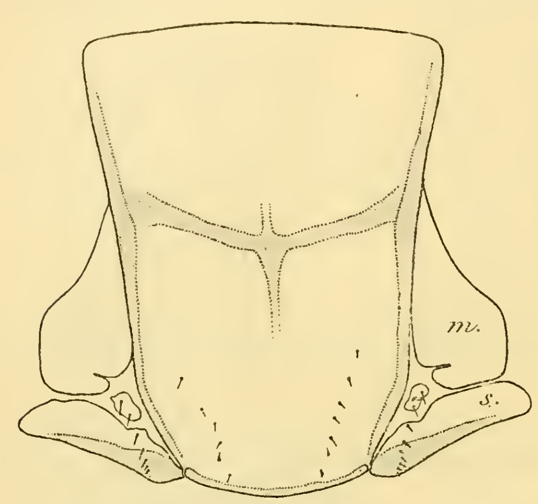


Fig. xxv. — *Cryptops australis* Newp. Quatrième sternite. (*m* : métacoxite, *s* : suprasternite.)

Cet exemplaire ne se distingue de ceux des îles Loyalty que par les caractères suivants : 1° absence de pigment vert ; 2° pattes plus allongées (rapport à la 4e : 4 au lieu de 2,7) ; 3° existence de soies foncées sur les pattes de la région postérieure ; 4° absence de carène aux tergites ; 5° coxosternum forcipulaire avec seulement 2 + 2 soies longues près du bord antérieur, au lieu de 4 + 4 ; 6° bande chitineuse du bord postérieur des sternites moins recourbée vers l'avant à ses extrémités.

Famille **THEATOPSIDÆ**

Theatops erythrocephalus (L. Koch 1863)

Provincia de Alicante (*Espagne*). — Cueva de la Punta de Benimaquia, termino municipal et partido de Denia (11-IV. 13), n° 671 (Breuil leg.).

Provincia de Valencia (*Espagne*). — Cueva negra de Palma, termino municipal de Palma, partido de Gandia (7-IV. 13), n° 663 (Breuil leg.).

De chaque grotte, un exemplaire jeune, de 15 millimètres de long, identique à un individu de plein air provenant de Denia.

D'après Kraepelin, cette espèce a été rencontrée dans l'Europe méridionale (Hongrie, Dalmatie, Italie, Portugal) et dans l'Amérique du Nord (Oregon, Californie).

Famille SCOLOPOCRYPTIDÆ

Otostigmus troglodytes Ribaut 1914

Province de Tanga (*Afrique orientale allemande*). — Grotte B du Kulumuzi, Kyomoni, district de Tanga (16-IV. 12), n° 535 (Alluaud et Jeannel leg.).

Un individu.

Il ne me paraît pas douteux que cette espèce n'ait subi un commencement d'adaptation à la vie obscuricole. Sa couleur lilas, sans trace de pigment vert, la décoloration complète de ses yeux et l'allongement des articles de ses antennes en sont la preuve. Mais il est intéressant de remarquer que ce sont là les seuls caractères d'adaptation que j'ai pu relever. En particulier, la dimension des ocelles et la forme des pattes sont normales, tout au moins par comparaison avec l'espèce voisine *O. Fülleborni œthiopicus* Rib.

Alipes sp ?

Province de Tanga (*Afrique orientale allemande*). — Grotte C du Kulumuzi, Kyomoni, district de Tanga (16-IV. 12), n° 536 (Alluaud et Jeannel leg.).

Un jeune exemplaire ayant perdu ses pattes terminales et, par conséquent, indéterminable.

GEOPHILOMORPHA

Famille MECISTOCEPHALIDÆ

Lamnonyx punctifrons (Newport 1842)

Province de Seyidié (*Afrique orientale anglaise*). — Grotte A de Shimoni, district de Shimoni (9-XI. 11), n° 532 A, entrée de la grotte (Alluaud et Jeannel leg.).

Espèce répandue dans toute la zone tropicale.

Lamnonyx angusticeps Ribaut 1914

Province de Seyidié (*Afrique orientale anglaise*). — Grotte A de Shimoni, district de Shimoni (9-XI. 11), n° 532 (Alluaud et Jeannel leg.).

Paraît être accidentellement cavernicole.

Famille GEOPHILIDÆ

Pachymerium ferrugineum (C. Koch 1835)

Département d'Alger (*Algérie*). — Ifri Maareb, Djebel Azerou Tidjer, commune de Michelet-Djurdjura (10-VIII. 11), n° 436 A, entrée de la grotte.

Une femelle.

Cette espèce est répandue dans toute l'Europe occidentale et dans l'Afrique du Nord.

L'individu de cette récolte possède 55 paires de pattes. La pièce médiane du labre est 5-dentée. Les soies de la zone prélabiale sont au nombre de 2 + 8 + 2. Ces caractères le placent entre *Pachym. ferrugineum* et *Pachym. ferrugineum insulanum* Verh.

Brachygeophilus truncorum Ribauti Brölemann 1908

Département de la Haute-Garonne (*France*). — Grotte de Gourgue, commune d'Arbas, canton d'Aspet (23-VII. 08), n° 229.

Grotte de Carric-ner, commune de Saleich, canton de Salies-du-Salat (14-IX. 12), n° 555.

Cette race se trouve dans toute l'étendue des Pyrénées françaises, dans la Montagne Noire et dans le massif du Cantal. Elle a été également récoltée dans l'Allier, aux environs de Vichy.

Geophilus carpophagus Leach 1814

Département d'Alger (*Algérie*). — Tessereft el Hadj-ou-Kaci, Douar Amlouline, commune de Dra-el-Mizan (23-X. 10), n° 439.

Tessereft Tabort Boufrîchen, Douar Beni bou-Ghardâne, commune de Dra-el-Mizan (31-X. 12), n° 713 (Peyerimhoff leg.).

Lonadj Amar ou-Mansour, Douar Beni Kouffi, commune de Dra-el-Mizan (11-VIII. 11), n° 722 (Peyerimhoff leg.).

Lonadj Iouaranène, Douar Beni Kouffi, commune de Dra-el-Mizan (24-X. 10), nº 441.

Espèce répandue dans toute l'Europe occidentale et le nord de l'Afrique.

Geophilus pyrenaicus Chalande 1909

Provincia de Huesca (*Espagne*). — Cueva de San Salvador, termino municipal de Bibils, partido de Benabarre (20-VI. 11), nº 453.

Provincia de Oviedo (*Espagne*). — Cueva del Pindal, termino municipal de Pimiango, partido de Llanes (24-VI. 13), nº 675 (ALLUAUD et BREUIL leg.).

Provincia de Santander (*Espagne*). — Cueva del Pis, termino municipal del Soto, partido de Villacarriedo (24-VII. 13), nº 679 (ALLUAUD et BREUIL leg.).

Département de l'Ariège (*France*). — Grotte de Capètes, commune de Freychenet, canton de Foix (15-V. 08), nº 218.

Tuc d'Audoubert, commune de Montesquieu-Avantès, canton de Saint-Lizier (20-VII. 13), nº 624 (FAGNIEZ et JEANNEL leg.).

Grotte du Portel ou Crampagna, commune de Loubens, canton de Varilhes (22-VII. 07), nº 205.

Cette espèce avait été trouvée jusqu'ici dans toute l'étendue des Pyrénées françaises, dans la Montagne-Noire et dans le massif du Cantal.

Nº 453 : Une femelle à 65 paires de pattes ; rapport de la largeur à la longueur du 7e article des antennes égal à 0,69.

Nº 675 : Un mâle à 55 paires de pattes et une femelle à 57 ; rapport pour le 7e article des antennes : 0,38 et 0,42.

Nº 679 : Une femelle à 53 paires de pattes et deux femelles à 55 ; rapport pour le 7e article : 0,59.

Nº 218 : Une femelle jeune à 51 paires de pattes et 3 + 3 pores aux hanches terminales.

Nº 624 : Un mâle à 65 paires de pattes et trois femelles à 67 ; rapport pour le 7e article des antennes : 0,54 pour deux très grands individus et 0,68 pour deux petits.

Nº 205 : Une femelle à 41 paires de pattes ; rapport pour le 7e article : 0,53.

Geophilus Chalandei Brölemann 1909

Département des Basses-Pyrénées (*France*). — Grande grotte de Lecenoby, commune d'Aussurucq, canton de Mauléon (20-VIII. 08), n° 237.

Grotte compagnaga Lecia, commune de Camou-Cihigue, canton de Tardets-Sorholus (2-I. 07), n° 188.

De chaque grotte, un mâle à 57 paires de pattes. Rapport de la largeur à la longueur du 7e article des antennes égal à 0,46.

Cette espèce habite les Pyrénées françaises, des Basses-Pyrénées aux Pyrénées-Orientales. Elle a été également recueillie par M. Brölemann à Caillac (Cantal).

Geophilus insculptus Attems 1895

Département de Tarn-et-Garonne (*France*). — Traou de Coutcho, commune et canton de Saint-Antonin (3-I. 13), n° 609 (Fage et Jeannel leg.).

Cette espèce, primitivement rencontrée en Styrie, se trouve dans toute la France.

Scolioplanes acuminatus (Leach 1814)

Scolioplanes crassipes (C. Koch 1835)

Département de l'Ariège (*France*). — Grotte de Lestellas, commune de Cazavet, canton de Saint-Lizier (14-IX. 12), n° 554 A, entrée de la grotte.

Une femelle à 51 paires de pattes.

Département des Basses-Pyrénées (*France*). — Grotte d'Izeste ou d'Arudy, commune et canton d'Arudy (5 et 6-IX. 05), n° 70.

Un mâle à 49 paires de pattes et deux femelles à 45.

Grotte de l'Oueil du Néez ou de Rebenacq, commune de Rebenacq, canton d'Arudy (7-IX. 05), n° 77.

Une femelle à 51 paires de pattes.

Aischkiuneco lecia, commune d'Aussurucq, canton de Mauléon (7-IX. 13), n° 689.

Une femelle à 49 paires de pattes.

Espèce commune dans toute l'Europe occidentale.

Je réunis sous le nom spécifique le plus ancien *Sc. acuminatus* et *Sc. crassipes* considérés par tous les auteurs comme des espèces ou sous-espèces

distinctes. C'est en effet tout à fait en vain que j'ai cherché jusqu'ici un caractère permettant de motiver cette séparation.

Famille SCHENDYLIDÆ

Schendyla nemorensis (C. Koch 1837)

Département du Gard (*France*). — Grotte de Seynes, commune de Seynes, canton de Vézenobres (15-VIII. 11), n° 504 (Magdelaine leg.).

Une femelle à 39 paires de pattes.

Cette espèce se rencontre dans toute l'Europe occidentale et dans le nord de l'Afrique.

Schendyla zonalis Brölemann et Ribaut 1912

Département d'Alger (*Algérie*). — Tessereft Tissoukdel, Douar Amlouline, commune de Dra-el-Mizan (31-X. 12), n° 715. (Peyerimhoff leg.).

Cette espèce n'avait été rencontrée jusqu'ici qu'en Europe (Sud de la France, Nord de l'Italie, Roumanie).

La récolte comprend un mâle à 45 paires de pattes et deux femelles à 47. L'une des femelles atteint 35 millimètres. En ce qui concerne les champs poreux des sternites, l'un des individus est normal ; au 2e segment, le champ poreux est formé de deux groupes antérieurs de 3 pores chacun et d'un groupe postérieur de 4 pores. Chez l'autre (celui de grande taille), le 2e segment ne porte que 3 pores, 2 en avant du niveau des soies marginales postérieures, l'autre en arrière. Chez le troisième, les deux premiers segments sont dépourvus de champ poreux ; au 3e segment, se trouve un groupe de 7 pores situé en entier en arrière du niveau des soies marginales postérieures. Chez les trois exemplaires, le champ poreux est bien formé à partir du 4e segment et divisé en trois groupes, deux antérieurs et un postérieur.

Ballophilus Alluaudi Ribaut 1914

Province de Seyidié (*Afrique orientale anglaise*). — Grotte A de Shimoni, Shimoni, district de Shimoni (9-XI. 11), n° 532 A (Alluaud et Jeannel leg.). Entrée de la grotte.

Deux jeunes mâles.

Famille **HIMANTARIIDÆ**

Stigmatogaster gracilis (Meinert 1870)

Département d'Alger (*Algérie*). — Ifri Maareb, Djebel Azerou Tidjer commune de Michelet-Djurdjura (10-VII. 11 et 19-XI. 12), n° 436 A et 704 A. Entrée de la grotte.

Deux mâles.

Jusqu'ici je ne connaissais que d'Italie la forme typique de cette espèce. L'un des individus possède 89 paires de pattes et des fossettes sternales aux segments 36 à 45 et ne diffère du type de la Campagne romaine que par la présence d'un pore sur a face ventrale d'une seule hanche terminale. L'autre possède 93 paires de pattes, des fossettes sternales aux segments 36 à 49 et ne diffère du type que par sa grande dimension (70 millimètres de long).

Haplophilus subterraneus (Leach 1814)

Département de l'Ariège (*France*). — Grotte de Capètes, commune de Freychenet, canton de Foix (15-V. 08), n° 218.

Une femelle.

Grotte de Lestellas, commune de Cazavet, canton de Saint-Lizier (14-IX. 12), n° 554 A. Entrée de la grotte.

Un mâle.

Cette espèce a été rencontrée en France, en Allemagne et au Danemark. Elle est très commune dans les Pyrénées, le sud-ouest de la France, la Montagne-Noire et le Massif central.

N° 218 : 75 paires de pattes, champs poreux aux segments 2 à 39, fossettes sternales aux segments 26 à 37.

N° 554 A : 71 paires de pattes, champs poreux aux segments 2 à 34, fossettes sternales aux segments 22 à 33.

Meinertophilus superbus (Meinert 1870)

Provincia de Malaga (Espagne). — Cueva del Cerro de la Pi'eta, termino municipal de Benaoján, partido de Ronda (15-IV. 12), n° 508 (Breuil leg.).

Une femelle.

On trouve cette espèce en Espagne en Sicile, en Sardaigne, en Algérie et au Maroc.

L'individu de cette récolte possède 129 paires de pattes. Les pattes terminales sont grêles. Il se rattache, par conséquent, à la forme de l'Algérie et non à celle du Maroc.

Himantarium Gabrielis (Linné 1766)

Dalmatie Sud (*Autriche*). — Grotte de Trebesin, Bezirk Bocche di Cattaro (17-VII. 11), nº 494. (Paganetti leg.).

Cette espèce se trouve dans l'Europe méridionale, l'Asie mineure et l'Algérie.

Orphnæus meruinus Attems 1909

Province de Tanga (*Afrique orientale allemande*). — Grottes A et C du Kulumuzi, Kyomoni, district de Tanga (16-IV. 12), nº 534 et 536 (Alluaud et Jeannel leg.).

Cette espèce n'a été rencontrée jusqu'ici que dans l'Afrique orientale allemande.

La récolte comprend : un mâle à 65 paires de pattes, deux mâles à 67 et une femelle à 73.

Liste des numéros de matériel avec énumération des espèces récoltées.

70. — *Scolioplanes acuminatus* (Leach).
77. — *Scolioplanes acuminatus* (Leach).
188. — *Geophilus Chalandei* Bröl.
205. — *Geophilus pyrenaicus* Chal.
218. — *Cryptops hortensis* Leach.
— — *Geophilus pyrenaicus* Chal.
— — *Haplophilus subterraneus* (Leach).
229. — *Brachygeophilus truncorum Ribauti* Bröl.
237. — *Geophilus Chalandei* Bröl.
271. — *Cryptops trisulcatus* Bröl.
358. — *Cryptops hortensis* Leach.
433. — *Scutigera coleoptrata* (L.).
436 A. — *Cryptops trisulcatus* Bröl.
— — *Pachymerium ferrugineum* (C. K.).
— — *Stigmatogaster gracilis* (Mein.).
439. — *Geophilus carpophagus* Leach.
441. — *Geophilus carpophagus* Leach.
453. — *Geophilus pyrenaicus* Chal.
477. — *Cryptops hortensis* Leach.
494. — *Himantarium gabrielis* (L.).
504. — *Schendyla nemorensis* (C. K.).
508. — *Cryptops longicornis* **n. sp.**
— — *Meinertophilus superbus* (Mein.).
532. — *Lamnonyx angusticeps* Rib.
532 A. — *Cryptops omissus* **n. sp.**
— — *Lamnonyx punctifrons* (Newp.).
— — *Ballophilus Alluaudi* Rib.
534. — *Ballonema Jeanneli* Rib.
— — *Orphnaeus meruinus* Att.
535. — *Otostigmus troglodytes* Rib.
536. — *Cryptops australis* Newp.
— — *Alipes* sp. ?
— — *Orphnaeus meruinus* Att.
544. — *Cryptops hortensis* Leach.
545. — *Cryptops hortensis* Leach.
554 A. — *Scolioplanes acuminatus* Leach.
— — *Haplophilus subterraneus* Leach.
555. — *Brachygeophilus truncorum Ribauti* Bröl.
609. — *Geophilus insculptus* Att.
624. — *Geophilus pyrenaicus* Chal.
663. — *Theatops erythrocephalus* (L. K.).
671. — *Theatops erythrocephalus* (L. K.)
675. — *Geophilus pyrenaicus* Chal.
679. — *Geophilus pyrenaicus* Chal.
689. — *Scolioplanes acuminatus* (Leach).
704 A. — *Stigmatogaster gracilis* (Mein.).
713. — *Geophilus carpophagus* Leach.
715. — *Schendyla zonalis* Brol. et Rib.
722. — *Geophilus carpophagus* Leach.

Index alphabétique des espèces avec leur numéro de matériel.

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
T. 55, p. 347 à 373,
10 janvier 1916

NOUVELLES OBSERVATIONS BIOLOGIQUES ET PHYSIOLOGIQUES SUR LES DYTICIDÉS

Étude anatomique et physiologique de deux organes pulsatiles aspirateurs, destinés à faciliter la circulation du sang dans les ailes et dans les élytres ; utilité de l'alula. Constatation de la présence d'organes, fonctionnant d'une manière semblable, chez divers autres Insectes (Hyménoptères, Diptères, Orthoptères, Lépidoptères, Névroptères).

PAR

FRANK BROCHER

Vandœuvres près Genève

CHAPITRE I

Si l'on frotte, avec du papier de verre fin, la moitié antérieure des élytres (lisses) d'un Dytique [1], jusqu'à ce que la coloration foncée disparaisse, les trachées longitudinales des élytres deviennent visibles et l'on constate qu'assez souvent, elles présentent des pulsations, semblables à celles des artères ; il y en a environ 30 à 40 par minute. Pendant longtemps je n'ai pu comprendre quelle pouvait être la cause de ce phénomène. Comme il n'y a aucune corrélation entre le rythme de ces pulsations et celui des mouvements respiratoires, j'ai d'abord supposé qu'il s'agissait, peut-être, d'un phénomène secondaire dépendant du vaisseau dorsal.

Cependant, étant donné qu'on n'observe ces pulsations qu'aux trachées des élytres — et, particulièrement, à celle qui est située près

1. Les représentants de deux espèces de Dytiques seulement ont servi à mes recherches. Ce sont les *D. marginalis et punctulatus.* Les faits relatés dans ce travail se rapportent donc à ces deux espèces.

du bord sutural — qu'en outre, leur intensité varie suivant les moments et que, même, chez certains sujets, on ne les observe qu'en de certaines occasions [1], j'ai dû abandonner cette hypothèse ; une telle diversité d'effets n'étant pas compatible avec la régularité des pulsations du vaisseau dorsal.

Je remarquai, d'autre part, un fait bizarre et, au premier abord, assez déconcertant. C'est que ces pulsations ne se produisent qu'en tant que les alula (7 fig. I et II) sont en parfait état ; or celles-ci n'ont aucun rapport avec le système trachéen.

Si l'on enlève l'alula d'une des élytres, ou si l'on en déchire seulement le bord, on n'observe plus de pulsations aux trachées de cette élytre ; tandis qu'elles continuent à celles de l'autre.

En examinant des Dytiques vivants, il m'arriva, plusieurs fois, de constater que les alula elles-mêmes ont parfois des pulsations [2] dont le rythme correspond à celui des pulsations des trachées. Et, en étudiant la chose de plus près, je reconnus que c'est le bourrelet (8, fig. I et II) qui forme le bord externe de l'alula, qui est le siège de ces pulsations.

Ayant donné un coup de ciseaux dans ce bourrelet, je vis se produire le phénomène suivant.

La partie du bourrelet, comprise entre l'endroit sectionné et l'élytre, cessa de pulser ; en revanche, les pulsations continuèrent dans l'autre bout. Je constatai, en outre, avec étonnement, que, dans cette partie du bourrelet qui continuait à pulser, il y avait un chapelet de bulles d'air qui, avec un mouvement de va-et-vient, s'éloignait de plus en plus de l'endroit sectionné.

De ces faits, je tirai trois conclusions :

1° Le bourrelet qui forme le bord de l'alula est constitué par un canal à parois résistantes, nous l'appellerons dorénavant « canal alulaire » 8.

2° Du sang circule dans ce dit canal.

3° Etant donné qu'il ne s'est pas produit d'hémorrhagie à l'endroit sectionné et que, d'autre part, le sang a continué à circuler, en s'éloignant de cet endroit, on est forcé d'admettre que la force qui le met en mouvement n'est pas propulsive, mais aspiratrice.

Il s'agissait maintenant de savoir d'où vient ce sang et où il va.

1. Par exemple, chez les Dytiques que l'on a empêchés, pendant quelques heures, de venir respirer à la surface de l'eau.

2. On observe ces pulsations des alula surtout lorsqu'on maintient pendant un certain temps les élytres du Dytique ouvertes et appliquées l'une contre l'autre par leur face dorsale.

Les figures I et II, surtout la figure II, instruiront plus qu'une longue explication. Je me contenterai d'indiquer que le canal alulaire part du bord sutural de l'élytre ; il décrit un cercle complet en bordant l'alula sur toute sa périphérie et il vient s'appliquer contre la paroi latérale et postérieure du scutellum **9** avec laquelle il se confond.

Lorsqu'on examine l'élytre d'un Dytique, on constate que les deux bords, le sutural **11** et le latéral **10**, sont renflés. Ce renflement, ou repli,

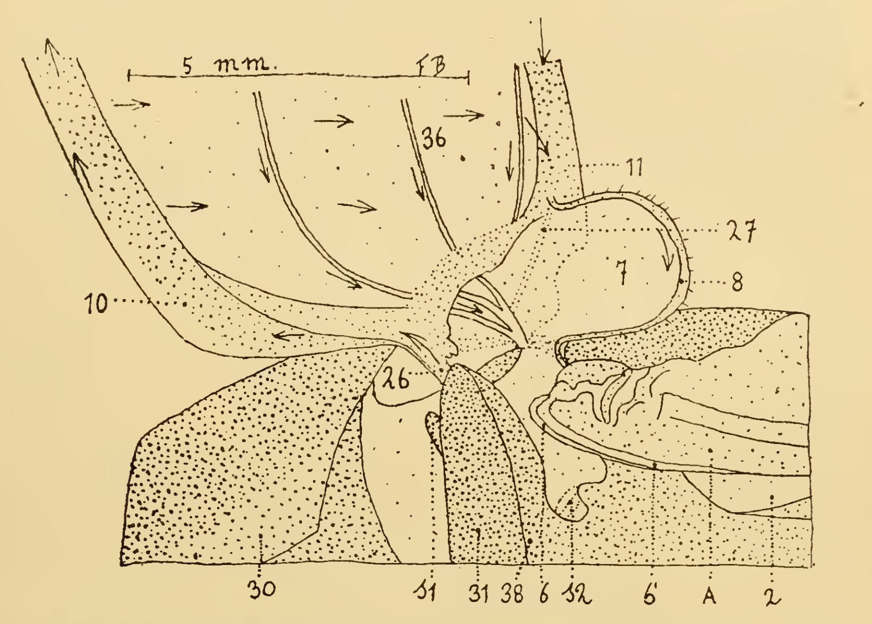


Fig. I. *Dyticus punctulatus.* La base de l'élytre, en place, vue par la face interne. Les flèches indiquent la direction du cours du sang. L'alula, sur cette figure, est plus petite que sur la figure II ; cela provient de ce qu'elle est tirée en arrière pour mieux laisser voir la région de la base de l'élytre.

est bien marqué à la base, où il constitue un véritable bourrelet ; il diminue progressivement et disparaît complètement vers l'extrémité de l'élytre. Celui du bord latéral **10**, qui est toujours plus considérable que celui du bord sutural, porte le nom d'épipleure (voir fig. I). Je reviendrai, du reste, plus loin, sur ce sujet. Je dois seulement indiquer que ces renflements sont creux ; ce sont des sinus pleins de sang.

Donc le canal alulaire s'insère, d'une part, à la paroi du sinus sanguin sutural de l'élytre et, d'autre part, au tégument du scutellum. En outre, nous savons que le sang qui y circule vient de l'élytre, qu'il se dirige vers le scutellum et que cette circulation se fait par aspiration. Il est donc logique de penser que l'organe aspirateur doit se trouver dans le scutellum.

J'enlevai, avec un fin bistouri, le tégument dorsal du scutellum et, sous celui-ci, je vis vaguement un organe qui pulsa rapidement pendant quelques secondes, puis il s'arrêta. Il recommença à pulser un instant plus tard, moins énergiquement ; puis il s'arrêta définitivement.

Oberlé, qui a fait une étude spéciale du système circulatoire du *Dyticus marginalis*, a décrit, sous le nom de « zwei ampullenartige Ausstülpungen am Herzen », deux organes énigmatiques, en relation avec le vaisseau dorsal. L'un est situé dans le scutellum ; l'autre, à la partie postérieure et sous-tégumentaire du métatergum.

Oberlé découvrit ces organes en étudiant le vaisseau dorsal ; il constata qu'aux deux endroits indiqués, celui-ci présente un diverticule en cul de sac, dont le fond, évasé, est formé par une mince lame musculaire. Il étudia principalement l'histologie de ces organes par la méthode des coupes, dont il donne une série de bonnes figures. Mais il n'a fait aucunes recherches, ni sur leur conformation générale et leurs rapports anatomiques, ni sur leur fonction physiologique. Il se contente d'émettre l'hypothèse : que ces organes servent à renforcer l'action du vaisseau dorsal pour diriger le cours du sang dans la direction de la tête.

Quant à moi, je fis le raisonnement suivant : j'ai constaté qu'il existe dans le scutellum un organe qui contribue à faciliter la circulation centripète du sang dans les élytres. Cet organe a déjà été vu par Oberlé, qui n'a reconnu ni sa fonction, ni même sa conformation exacte. En revanche, ce naturaliste a constaté qu'il existe, sous le métatergum, un autre organe semblable. Il est donc probable que ce dernier remplit, par rapport aux ailes, une fonction semblable à celle que le premier remplit par rapport aux élytres.

Et, effectivement, je constatai que, dans la partie qui est comprise entre l'insertion au corps et l'avant-dernière nervure, le bord de l'aile est constitué par un petit bourrelet, plus ou moins semblable à celui qui forme le bord de l'alula ; comme ce dernier, il est garni de poils.

Cet épaississement — disons tout de suite ce canal et appelons-le « la veine alaire postérieure **5** » — est le prolongement de l'avant-dernière nervure G. Il constitue, à partir de celle-ci, le bord de l'aile, rejoint la dernière nervure H, la longe sur une certaine longueur ; puis, il s'en éloigne et aboutit à la partie postérieure du métatergum **37**, avec lequel il se confond (fig. III et IV).

Ayant donné un coup de ciseaux à ce canal, un phénomène, semblable

à celui que nous avons décrit plus haut, se produisit. Il se forma un cha-

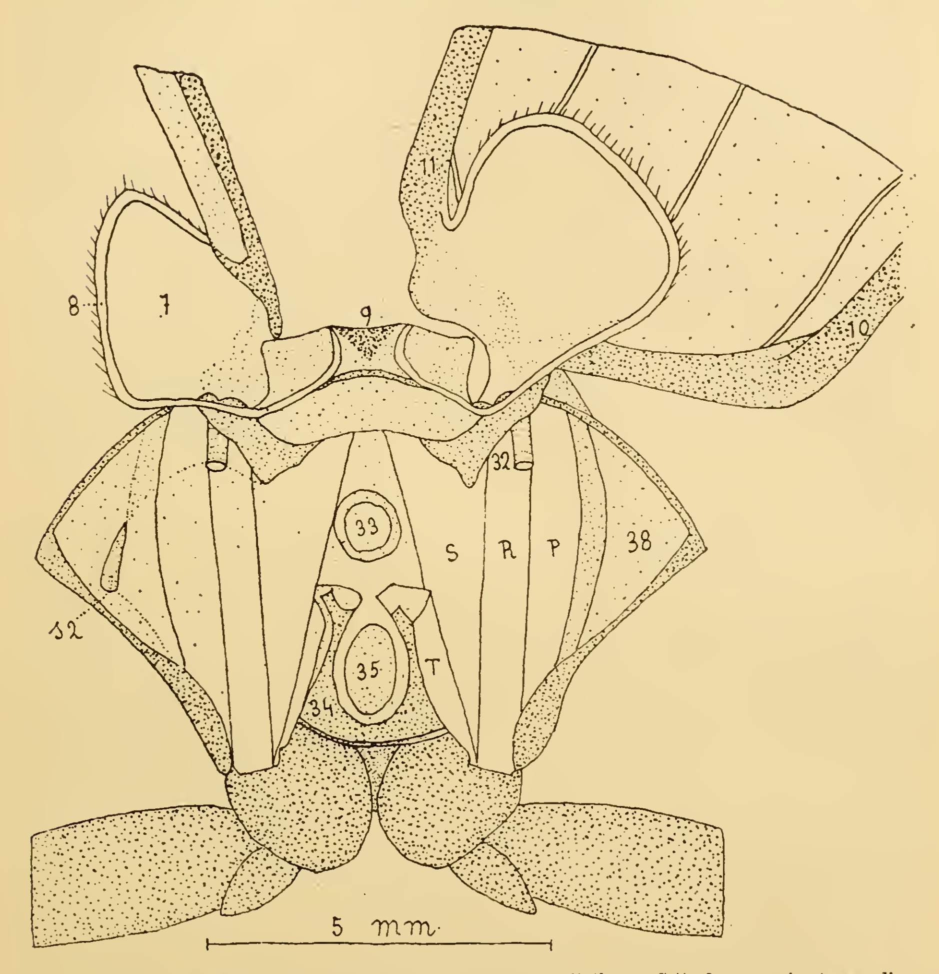


FIG. II. — *Dyticus punctulatus* dont on a séparé le mésothorax du métathorax. Cette figure représente, vue d'en arrière, la région postérieure du segment mésothoracique. (Elle est le vis-à-vis de la fig. IX de mon précédent travail (*Ann. Biol. lac.*, Tome VII) qui, elle, représente, vue d'en avant, la région antérieure du segment métathoracique. Ces deux figures représentent donc deux régions contiguës appliquées l'une contre l'autre ; elles sont à la même échelle ; je n'ai malheureusement pas pu faire concorder les désignations.) A gauche, on a laissé la paroi antérieure de la chambre aérienne métathoracique appliquée contre les muscles, pour montrer, en place, le tronc trachéen **32**, qui fournit la plupart des trachées de l'élytre **36** et le stigmate métathoracique sous-épimérien *s*2. En revanche, on a enlevé le muscle T, qui a été laissé en place du côté droit.
L'élytre gauche est vue par le bord sutural.
L'élytre droite est disposée de manière à montrer sa face interne et la face postérieure de l'alula. On voit le cana alulaire **8** en entier, à partir de son insertion à l'élytre jusqu'au scutellum.

pelet de bulles d'air qui, avec des mouvements de va-et-vient, s'éloigna de l'endroit sectionné et se dirigea vers le métatergum.

Continuant mon observation, j'enlevai le tégument, qui forme une

sorte d'écusson, à la région dorsale postérieure et médiane de cette partie du corps (soit ce qui est désigné par le chiffre 12 sur la fig. III). Je mis ainsi à découvert un organe (13, fig. III) qui, pendant un certain temps, pulsa énergiquement et rapidement. Puis il se fit des interruptions ; les pulsations ralentirent et elles finirent par cesser.

Pour pouvoir comprendre comment fonctionnent ces organes — le scutellaire et le métatergal — il est nécessaire de connaître leur conformation anatomique. Toutefois, mon étude a plus particulièrement porté sur l'organe métatergal et, dans ce travail, je ne m'occuperai que de lui. En effet, ses dimensions plus grandes et la région où il se trouve rendent cet organe plus facile à observer et à disséquer que ce n'est le cas pour celui qui est placé dans le scutellum. J'ai, cependant, suffisamment examiné ce dernier pour reconnaître que sa conformation est semblable à celle de l'organe métatergal et qu'il fonctionne d'une manière identique.

Avant de commencer cette étude, je dois signaler ici un fait qui a une certaine importance par les déductions que l'on peut en tirer.

En 1906, six ans avant qu'eût paru le travail d'Oberlé, Janet a signalé la présence d'organes énigmatiques en relation avec le vaisseau dorsal, dans le méso et dans le métathorax des fourmis... *ailées*.

D'après la description et les figures qu'en donne Janet, ces organes paraissent être semblables à ceux qui se trouvent chez les Dytiques.

Or, ce fait — la présence de ces organes chez les fourmis *ailées* seulement — aurait déjà dû faire supposer qu'il y a probablement une relation entre la fonction de ces organes et la présence des ailes.

CHAPITRE II

L'organe pulsatile métatergal

Si l'on opère sur un Dytique hors de l'eau, on constate que, au moment où l'on perce le tégument pour mettre à découvert l'organe pulsatile métatergal, une goutte de sang sort et se répand autour de la plaie. Or on remarque, souvent, que la surface de ce liquide a des pulsations et, si l'on attend un moment, on voit le sang diminuer, et, par « à-coups », rentrer peu à peu dans la plaie ; il se trouve donc sous l'influence d'une force aspiratrice.

Si, lorsque l'organe pulsatile est découvert, on enlève un fragment du

tégument dorsal de l'abdomen, de façon à voir le vaisseau dorsal sous-jacent, on constate qu'il n'y a aucune corrélation entre les pulsations de ces deux organes.

Pendant que le vaisseau dorsal pulse relativement lentement avec une certaine régularité, l'organe du métatergum peut être complètement immobile ou, au contraire, il peut se mettre tout à coup à pulser avec une telle rapidité qu'il n'est pas possible d'en compter les pulsations.

Je dois, ici, faire une remarque. Sur l'insecte vivant, on voit pulser quelque chose ; mais on a beaucoup de peine à distinguer ce qui pulse ; car, pendant la vie, l'organe est presque transparent. Mais sur les Dytiques morts et convenablement fixés, il devient opaque ; il est alors facile à voir et à disséquer. Je l'ai étudié, pour ainsi dire exclusivement, sur des Dytiques conservés depuis plusieurs mois dans une solution de formol à 1 ou 2 % ; et voici ce que j'ai observé :

Après avoir enlevé le tégument dorsal (**12**, fig. III), on nettoie l'espace sous-jacent du sang coagulé et du tissu graisseux qui s'y trouvent. L'organe pulsatile apparaît alors sous la forme d'une mince lame musculaire blanchâtre (**13**, fig. III et fig. V), insérée à la face interne du métatergum, à trois crêtes qui forment une sorte de triangle. La base de ce triangle est contiguë et parallèle au métaphragma (**23** fig. V) ; ses deux côtés **22** se réunissent en avant sous le velum. A leur point de jonction, ils forment une sorte de croix, que l'on distingue par transparence à travers le tégument (**14**, fig. III et V).

Les fibres musculaires qui constituent cette lame sont bien apparentes et, si on les examine au microscope, on distingue facilement la striation. Elles sont disposées transversalement, c'est-à-dire qu'elles sont parallèles à la base du triangle et qu'elles s'insèrent aux deux côtés de celui-ci.

La face dorsale de cette lame musculaire est réunie au tégument du métatergum par une quantité de fibrilles isolées ; qui, par conséquent, sont perpendiculaires à la direction des fibres qui constituent la dite lame (voir les schéma, fig. VII, **15**).

L'action de ces fibrilles isolées est probablement antagoniste de celle des fibres de la lame musculaire **13**. Lorsque celle-ci se relâche, les fibrilles isolées se contractent et tirent, en haut et en arrière, la lame musculaire pulsatile, qui s'élève et devient convexe[1] ; c'est ce que j'appelle la diastole (fig. VII A).

1. C'est du moins l'opinion d'OBERLÉ. Je la partage entièrement, quoique nous ne puissions, ni l'un ni l'autre, l'appuyer par aucune preuve. OBERLÉ appelle ces fibrilles isolées « Kontractile Bindgewebsfasern ». Je ferai seu-

Quand la lame musculaire se contracte, de convexe elle devient à peu près plate et les fibrilles isolées s'allongent ; c'est la systole (fig. VII, B).

Si l'organe est fixé en état de systole, on ne distingue pas grand'chose. Mais, lorsque l'organe est fixé en état de diastole, il arrive fréquemment

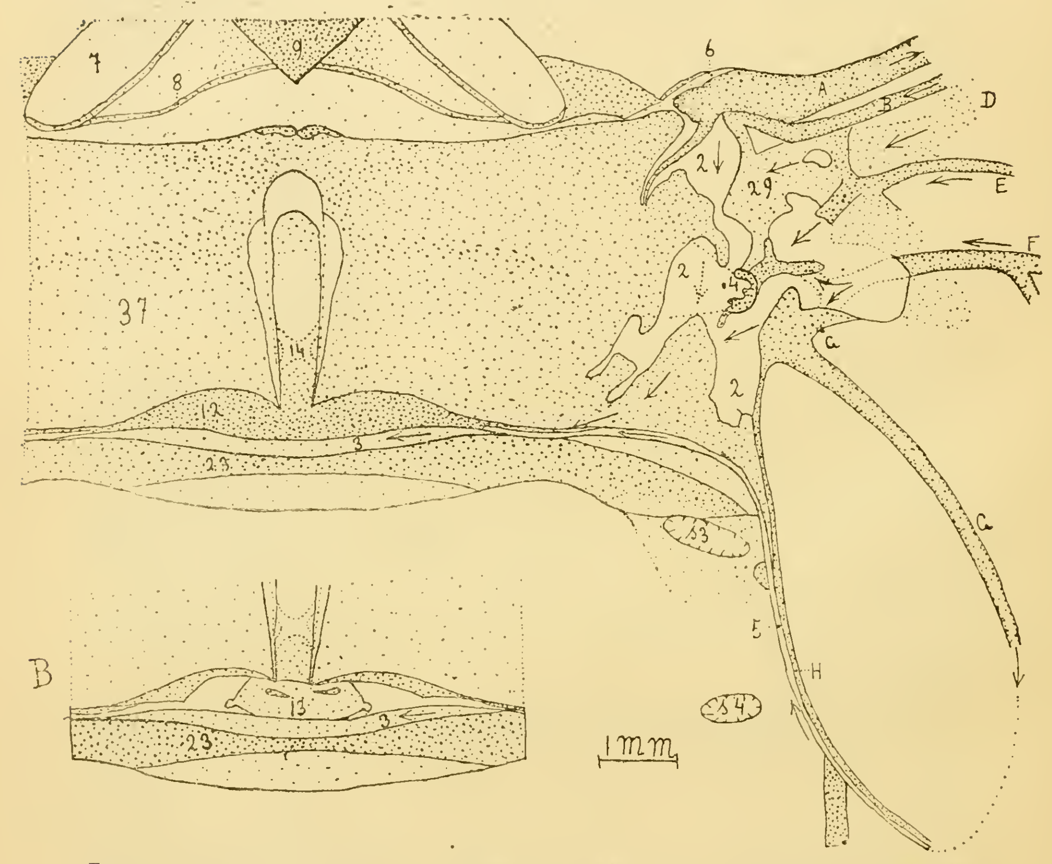


FIG. III. — Métatergum 37, articulation de l'aile, tégument couvrant l'organe pulsatile métatergal 12, sinus sanguin de la base de l'aile 2, veine alaire postérieure 5. Les flèches indiquent la direction du cours du sang. En B, on a enlevé le tégument 12 qui recouvre l'organe pulsatile 13 ; celui-ci devient visible.

que, vers la partie médiane, on distingue, de chaque côté de l'organe, deux petites fossettes allongées 16, dont le grand axe est parallèle à la direction des fibres musculaires. L'une est, en général, placée plus en avant que l'autre.

lement remarquer que, si les fibres de la lame musculaire ont une striation bien apparente, je n'ai pas constaté que ces fibrilles contractiles isolées fussent striées.

D'autre part, je dois signaler aussi que l'action de ces fibrilles n'est pas indispensable pour la diastole. En effet, l'organe continue à pulser — il est vrai imparfaitement et seulement temporairement — chez des Dytiques auxquels on a enlevé le tégument qui le recouvre et auquel ces fibrilles s'insèrent. On a, par conséquent, détruit la plupart de celles-ci ou, en tous cas, on a rendu leur fonctionnement impossible.

Si l'on détache la lame musculaire et qu'on l'étudie sous la loupe montée, en l'examinant dans différentes positions, on constate que chacune de ces fossettes correspond à une fente, qui traverse la lame musculaire, obliquement, dans toute son épaisseur.

Il en résulte que ces fentes fonctionnent comme de véritables clapets : pendant la diastole, elles s'ouvrent et le sang peut passer ; pendant la systole, elles se ferment ; le sang ne peut plus passer. Comme, à ce moment, la lame musculaire s'abaisse, |le sang est poussé en avant ; tandis qu'en arrière de la lame, il se produit une aspiration.

Ces fentes-clapets sont assez difficiles à distinguer. OBERLÉ ne les a pas vues et JANET ne les mentionne pas non plus. Sur des préparations microscopiques de l'organe monté en totalité et, par conséquent, plus ou moins aplati, on ne peut souvent pas les apercevoir. En revanche, en procédant comme nous l'avons indiqué : en disséquant, sous la loupe, l'organe de Dytiques conservés au formol, on les voit parfaitement bien, surtout lorsque l'organe se trouve être fixé en état de diastole.

Lorsqu'on enlève la lame musculaire pulsatile, on aperçoit, sur la ligne médiane, entre les deux muscles longitudinaux médians du métathorax, un orifice ovale (**17**, fig. VI). Une mince membrane (**20**, fig. VII), qui s'insère aux mêmes crêtes chitineuses que la lame musculaire, adhère à ces muscles et s'infléchit dans cet orifice. Celui-ci est l'ouverture d'un canal **19**, qui passe entre les deux muscles longitudinaux médians M du métathorax, et qui aboutit au vaisseau dorsal pulsatile **18**. Les schémas suivants (fig. VII, A et B) et l'explication qui les accompagne rendront ma description plus claire et feront tout de suite comprendre le fonctionnement de cet organe.

CHAPITRE III

La circulation du sang dans les élytres

Si l'on coupe, transversalement, près du tiers antérieur, l'élytre d'un Dytique vivant (fig. VIII, A) et que l'on observe la section à la loupe, sur la partie basale attenant au corps, on constate que toute la tranche est humide. Mais, au bord latéral **10**, à l'endroit où la paroi de l'élytre s'épaissit et forme un bourrelet creux, la sérosité est beaucoup plus abondante que partout ailleurs ; elle forme une grosse goutte, qui bombe, surtout lorsque l'insecte fait des efforts, et finit par couler.

Le bord sutural 11 est aussi un peu épaissi ; il possède, de même, un sinus plein de sang ; mais ce sinus est beaucoup plus petit que celui du bord latéral. En général, le sang qu'il contient ne se déverse pas à l'extérieur ; il forme, souvent, au contraire, un ménisque concave qui, parfois, présente des pulsations, c'est-à-dire que, rythmiquement, sa concavité augmente, puis diminue.

Nous devons donc admettre que, dans le sinus latéral, le sang est sous une certaine pression ; mais que, dans le sinus sutural, celle-ci est négative, tout au moins dans le cas donné : sur une élytre sectionnée.

L'élytre est composée de deux parois, réunies l'une à l'autre par de petites colonnettes chitineuses. L'espace compris entre ces colonnettes constitue un réseau de lacunes, anastomosées les unes avec les autres, qui fait communiquer le sinus sanguin latéral avec le sinus sanguin sutural [1].

Ce dernier, comme nous l'avons indiqué, est en relation avec l'organe pulsatile du scutellum, par l'intermédiaire du canal alulaire.

Le sinus latéral, lui, se prolonge jusque dans l'apophyse basale de l'élytre (26, fig. 1), qui est creuse et perforée à l'extrémité. C'est par là que le sang, qui circule dans la cavité du corps, pénètre dans le sinus. Il y coule dans une direction centrifuge, s'en échappe, tout le long, peu à peu, et se répand en une mince nappe dans le réseau de lacunes ci-dessus décrit. Il se dirige vers le sinus sanguin sutural, dans lequel son cours prend une direction centripète, facilitée (ou causée) par les pulsations aspiratrices de l'organe scutellaire.

Ceci n'est pas une simple déduction de ma part. J'ai pu, dans quelques cas, constater cette circulation des globules sanguins, chez des Dytiques vivants, dont les élytres étaient suffisamment transparentes.

Du reste, dans un travail peu connu, NICOLET, en 1847, signale avoir fait une observation semblable sur les élytres de *Coccinella bipunctata* [2].

Cependant, le sinus sanguin sutural ne reçoit pas la totalité du sang

1. Cela est facile à démontrer. Il n'y a qu'à injecter, avec un tube de verre effilé, un peu d'encre de Chine dans le sinus sanguin latéral d'une élytre (suffisamment transparente) d'un *Dyticus marginalis* vivant.

L'encre se répand dans le sinus et, de celui-ci, elle gagne le système des lacunes qui apparait alors comme un réseau à mailles noires 24 ; tandis que les colonnettes chitineuses 25 restent incolores.

L'expérience est plus facile et l'on obtient, souvent, un résultat encore plus net, en injectant une solution hydro-alcoolique d'un colorant quelconque, dans le sinus sanguin latéral d'une élytre préalablement desséchée (fig. VIII, B).

2. Je puis confirmer l'observation de NICOLET. Chez les Coccinelles, la circulation du sang dans les élytres et dans les ailes est — contrairement à ce qui a lieu chez les Dytiques — tout ce qu'il y a de plus apparent et facile à constater. Je l'ai aussi observée aux ailes et aux élytres du Hanneton ; mais d'une manière beaucoup moins nette.

qui circule dans l'élytre. Une partie de celui-ci suit le trajet des trachées et rentre dans le corps par ce chemin.

Un petit canal (**27**, fig. I), situé à la base de l'alula, fait communiquer le canal alulaire **8** avec le sinus dans lequel circule le sang qui accompagne les trachées.

A présent que nous savons comment se fait la circulation du sang dans les élytres et que nous connaissons l'influence qu'a sur celle-ci l'organe pulsatile du scutellum, les différents phénomènes, signalés au début de ce travail, s'expliquent aisément.

Ce sont les mouvements de l'organe pulsatile — transmis par le sang qui circule dans l'élytre — qui sont la cause des pulsations que l'on observe parfois aux trachées de cet organe[1]. Et cela nous explique pourquoi ces pulsations n'ont lieu qu'en tant que l'alula est intacte et pourquoi elles sont plus intenses à la trachée la plus proche du sinus sutural de l'élytre.

CHAPITRE IV

La circulation du sang dans les ailes

La circulation du sang dans les ailes des Dytiques est difficile à constater. Ce n'est que grâce à un heureux concours de circonstances que j'ai pu l'observer. J'indiquerai donc assez minutieusement la manière dont j'ai procédé et comment les choses se sont passées.

Etant donné les phénomènes que l'on observe, lorsqu'on coupe la veine alaire postérieure **5**, on est forcé d'admettre que du sang y circule. Et, comme cette veine n'est que le prolongement de l'avant-dernière nervure de l'aile G, il est logique de penser que cette nervure elle-même est creuse et que du sang y circule également.

J'ai donc cherché à voir circuler le sang, dans cette nervure, sur des Dytiques vivants. Je dois reconnaître que le résultat de mes observations fut à peu près nul.

Exceptionnellement seulement, de temps à autre, je vis se mouvoir un globule sanguin.

J'eus alors l'idée de procéder avec l'aile comme je l'avais fait avec l'élytre. Je coupai l'aile près de sa base et j'examinai la tranche de section du moignon attenant au corps, afin de voir où il y a hémorrhagie.

1. C'est le sang qui pulse ; ce ne sont pas les trachées. Seulement celles-ci rendent les pulsations du sang évidentes parce qu'elles en subissent le contre-coup.

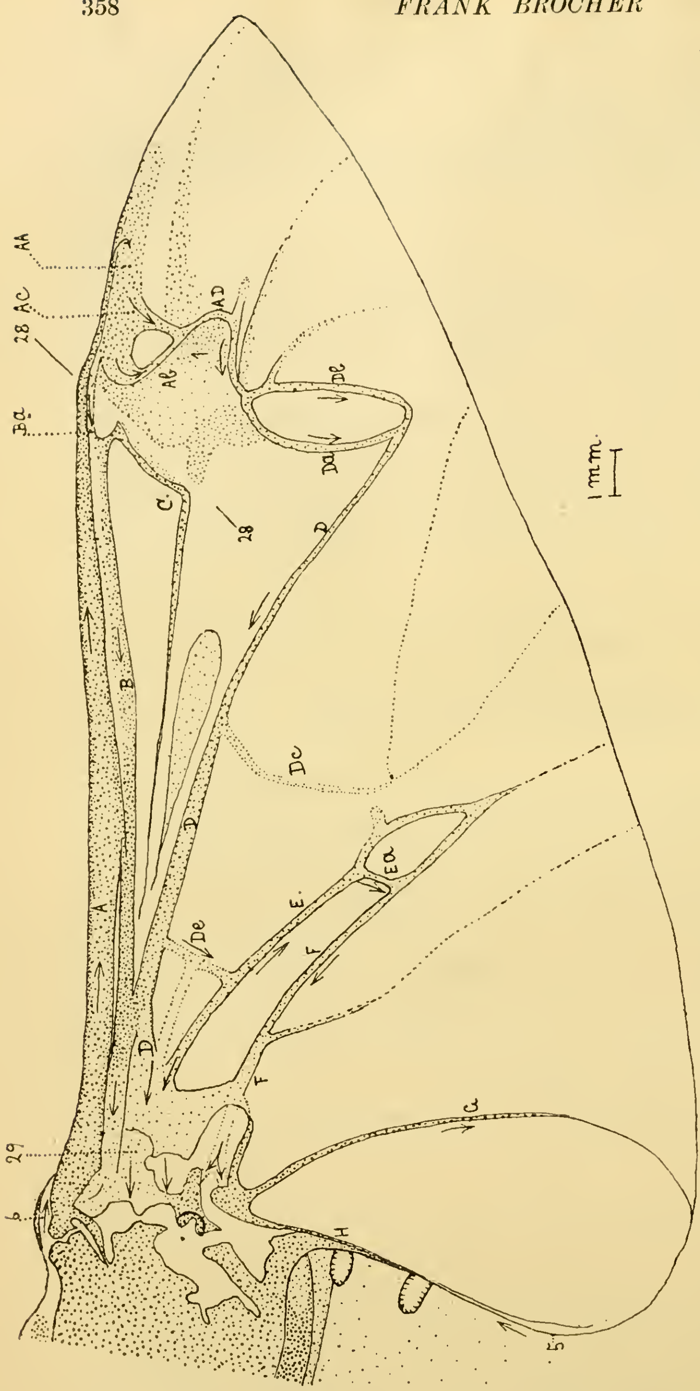


Fig. IV. — Aile d'un *Dyticus punctulatus*. Les flèches indiquent la direction du cours du sang. Pour la région de la base de l'aile, voir la figure précédente, qui est à une plus grande échelle.

En opérant ainsi, je constatai que les trois nervures antérieures A, B, D, contiennent toujours du sang ; mais, généralement, celui-ci reste dans la nervure ; il ne s'écoule pas au dehors, sauf, quelquefois, par la nervure la plus antérieure A.

En effet, parfois, lorsqu'on coupe cette nervure, il survient une véritable hémorrhagie abondante.

Ainsi donc un premier fait était acquis : lorsqu'on sectionne l'aile, certaines nervures contiennent du sang, qui est sous une pression suffisante pour qu'il s'écoule au dehors ; d'autres en contiennent, sous une pression insuffisante pour qu'il s'écoule ; d'autres, enfin, n'en contiennent point.

Je cherchai alors

à savoir quelles sont les nervures dans lesquelles le sang peut circuler.

Pour cela, je fis sécher une aile de Dytique, préalablement bien étendue ; puis, quand elle fut sèche, je la mis dans de l'eau et je l'examinai à la loupe.

Je constatai que les nervures peuvent être classées en deux catégories : celles qui, dans ces conditions, contiennent de l'air et celles qui n'en contiennent pas. En effet, certaines nervures sont creuses ; d'autres sont pleines. Les premières se remplissent d'air, lors de la dessication ; tandis que cela ne peut se produire pour les autres.

Je constatai, en outre, que, sur les ailes qui ont subi ce traitement, l'épaississement chitineux AA, qui est à l'extrémité de la nervure antérieure A, contient souvent, lui aussi, de l'air. Il est donc constitué par deux plaques, appliquées l'une contre l'autre, formant une sorte d'espace clos, que nous appellerons le « carrefour AA ».

Connaissant alors les canaux dans lesquels le sang peut passer et sachant, d'autre part, qu'il doit arriver par la nervure la plus antérieure — puisqu'il y a hémorrhagie, quand on la coupe, — je commençai à comprendre, à peu près, comment la circulation doit se faire et j'appliquai toute mon attention à tâcher de la constater. Malheureusement, il en fut comme pour mes essais antérieurs : de temps à autre, je voyais bien un globule se mouvoir ; mais d'une manière si indistincte qu'il était impossible de pouvoir rien affirmer.

Cependant, un jour ..... mais, avant de raconter ce que je vis, je veux donner quelques indications sur la manière dont je procède pour observer l'aile d'un Dytique vivant, sans blesser celui-ci.

Je mets, contre la face ventrale de l'insecte, un petit cylindre de cire à modeler. L'animal, en général, l'entoure aussitôt de ses pattes. J'applique alors de nouveaux morceaux contre celles-ci, de façon à les emprisonner dans une masse de cire que je fais ensuite adhérer à une lame de verre. Je soulève une des élytres et je la maintiens écartée, au moyen d'une épingle plantée dans la cire. Puis j'étends l'aile sous-jacente et je la dispose comme il me convient, en en fixant l'extrémité à une autre masse de cire, qui adhère également à la lame de verre. L'insecte étant ainsi immobilisé, j'examine l'aile au microscope (Leitz Occ. I. Obj. 3).

Un jour donc, ayant arrangé de cette manière un *Dyticus marginalis* ♂, je fus agréablement surpris de voir le sang circuler dans les nervures de l'aile d'une manière aussi évidente que dans les filaments postérieurs de certaines larves d'Ephémérides (voir fig. IV).

Le sang arrive, effectivement, par la nervure antérieure A. Vu l'opacité de celle-ci, on n'aperçoit le courant centrifuge qu'assez indistinctement. Mais on voit très bien son arrivée au carrefour AA, formé par les deux plaques chitineuses. Le sang sort de la nervure antérieure et se répand dans l'espace compris entre ces deux plaques en y produisant des remous et des tourbillons.

Il quitte ce carrefour par trois voies.

D'abord, par un petit conduit, à peine visible, *Ba*, qui est appliqué

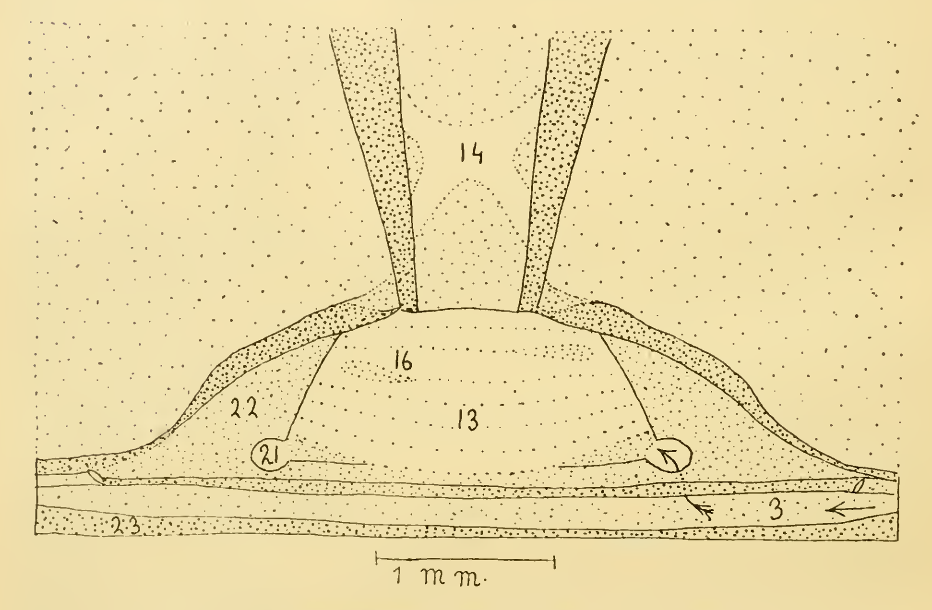


Fig. V — Organe pulsatile métatergal. Les flèches indiquent le chemin d'arrivée du sang.

contre la nervure antérieure. Par ce petit canal, il arrive à la nervure B, qui est parallèle et contiguë à la nervure antérieure A, et qui est assez vaste. Il en résulte, qu'à son intérieur, le sang coule avec lenteur dans une direction centripète, avec beaucoup d'alternances de va-et-vient.

Mais la plus grande partie du sang s'écoule par les deux nervures A*b*, A*c*, qui se rejoignent pour former la nervure AD. Celle-ci contourne l'épaississement chitineux 1 du pli de l'aile 28, se divise en deux nervures D*a* et D*b*, qui se réunissent ensuite en un seul tronc D ; celui-ci traverse l'aile obliquement et, vers la base de celle-ci, il se bifurque. Une partie se réunit à la nervure B ; l'autre partie, qui peut être considérée comme le vrai prolongement de la nervure D, est fort courte et peu distincte.

La plus grande partie du sang passe de la nervure D dans la nervure B et y continue sa course centripète ; mais on voit aussi, parfois, un courant sanguin centripète couler sous l'épaississement chitineux 29, qui est dans le prolongement de la nervure D.

Deux nervures transversales, D*c* et D*e*, se détachent du tronc D :

La nervure D*c* est pleine ; elle ne contient jamais de sang.

La nervure D*e* est à peine marquée ; elle paraît même interrompue en son milieu. Sur les ailes desséchées, jamais je ne l'ai vue contenir de l'air.

C'est donc avec étonnement que je constatai qu'elle est parcourue

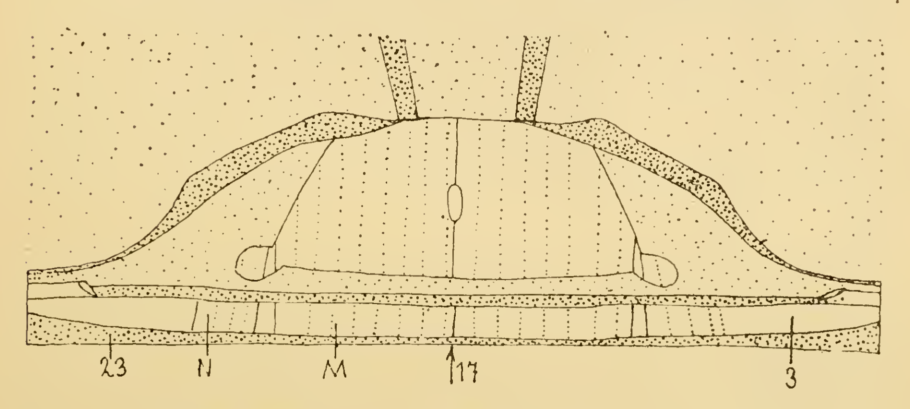


FIG. VI. — Organe pulsatile métatergal. On a enlevé la lame musculaire 13, ainsi que le tégument qui recouvre la partie médiane du sinus sanguin métaphragmal 3. On distingue, au milieu de la figure, l'ouverture 17 du canal qui se rend au vaisseau dorsal pulsatile (aorte).

par un courant sanguin assez important. Celui-ci vient de la nervure D et va à la nervure E, où il se divise : une partie du courant devient centripète, remonte la dite nervure et arrive à la base de l'aile ; l'autre partie du courant devient centrifuge et descend la nervure. Ce dernier courant s'engage dans la première nervure transversale qu'il rencontre E*a* et atteint la nervure F. Dans celle-ci, il reprend un cours centripète et arrive sous la peau molle de la base de l'aile. Là, le courant se divise : une partie disparaît sous la pièce chitineuse **4** (voir fig. III), à laquelle s'insère le muscle fléchisseur de l'aile ; l'autre partie atteint la base de la nervure G, s'engage dans cette nervure et la parcourt dans toute sa longueur.

Nous savons que cette nervure G se termine par la veine alaire postérieure **5**, qui aboutit à l'organe pulsatile métatergal.

Le phénomène dura pendant dix minutes, environ ; puis la circulation du sang diminua, elle devint intermittente et finit par s'arrêter. Je réexa-

minai ce même Dytique, à plusieurs reprises, les jours suivants ; jamais je ne revis ce phénomène.

Il me vint alors à l'idée qu'il était possible que le sang ne circule dans les ailes qu'à de certaines occasions et qu'il serait peut-être possible aussi d'arriver à mettre en train cette circulation spéciale.

J'essayai donc d'augmenter l'activité de la circulation générale, par différents procédés. Mais, je dois dire que les résultats obtenus furent, en général, peu satisfaisants.

Cependant, un jour, ayant arrangé un *Dyticus punctulatus*, comme je l'ai indiqué plus haut, et ayant constaté qu'on ne voyait aucune circulation du sang dans les ailes, je le fis séjourner pendant une ou deux minutes dans un récipient rempli de vapeurs d'éther, puis le replaçai tout de suite sous le microscope. A ce moment, je constatai que le sang circulait dans les ailes — moins bien que ce n'était le cas pour le *Dyticus marginalis*, cité ; — cependant, d'une façon assez nette. Cette circulation du sang dans l'aile dura pendant environ deux ou trois minutes, puis elle cessa.

Mais je n'obtins pas un semblable résultat, dans d'autres cas où je ressayai cette même expérience ; sauf une ou deux fois où quelques globules sanguins seulement se mirent à circuler, imparfaitement et pendant peu de temps.

J'employai aussi d'autres procédés. J'examinai des Dytiques après leur avoir fait subir une asphyxie par submersion de quelques heures ; j'en fis séjourner d'autres dans de l'eau à 30 degrés. J'obtins quelques fois un résultat favorable ; c'est-à-dire que la circulation sanguine se manifesta dans l'aile — imparfaitement et peu longtemps — mais, le plus souvent, ces traitements n'eurent aucune influence.

Cependant, les quelques rares résultats favorables, quoique imparfaits, que j'obtins, m'autorisent, je crois, à admettre : que le phénomène de la circulation du sang dans l'aile, tel que je l'ai observé chez un *Dyticus marginalis* ♂, n'est pas un cas fortuit ; puisque j'ai pu le revoir — imparfaitement, il est vrai — chez quelques autres sujets.

Il existe donc une circulation sanguine dans les ailes des Dytiques, mais elle n'est pas continue ; il est possible qu'elle n'ait lieu qu'à de certaines occasions. Et, tout naturellement, on est amené à penser que, chez les Dytiques — et, peut-être, chez d'autres insectes, — le sang circule dans les ailes, principalement lorsque celles-ci fonctionnent.

J'ai constaté, en outre, dans la suite, que certaines conditions ou cir-

constances physiologiques — dont nous parlerons dans le chapitre suivant — influent cette circulation et, même, la font cesser.

Revenons à notre sujet.

D'après la manière dont j'ai exposé les faits, on pourrait croire que l'organe pulsatile métatergal ne reçoit que le sang qui arrive par la veine alaire postérieure. Tel n'est pas le cas.

Le sang qui circule dans l'aile revient, comme nous l'avons indiqué,

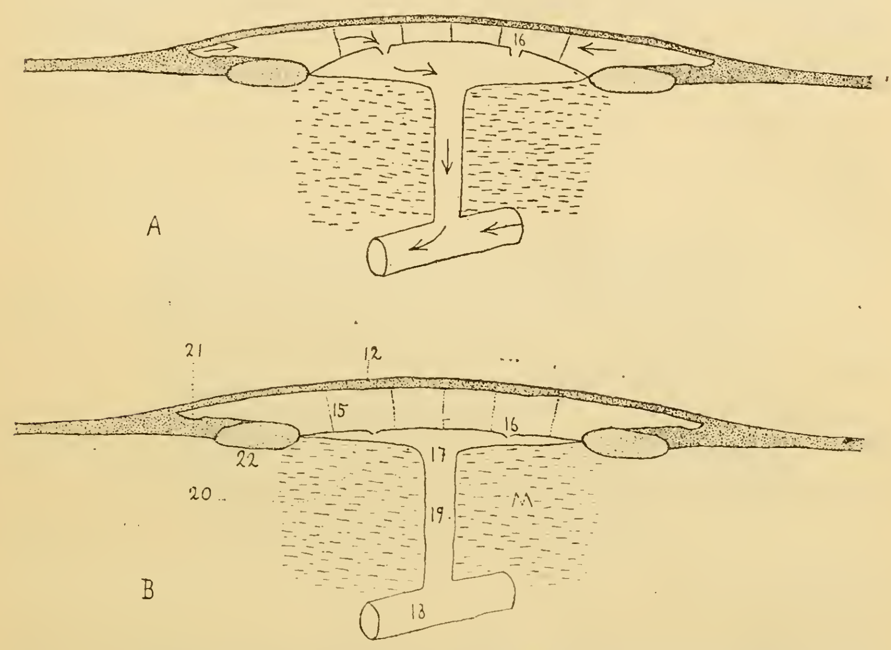


FIG. VII. — Schéma montrant comment fonctionne l'organe pulsatile métatergal : A, diastole ; B, systole. Les flèches indiquent la direction du cours du sang ; celui-ci arrive par l'échancrure **21** et part par le vaisseau dorsal **18**. Les fentes-clapets sont représentées d'une façon tout à fait schématique qui ne correspond pas à leur conformation réelle.

par quatre courants centripètes, qui occupent les nervures B, D, E, F, et qui aboutissent à un sinus sanguin **2**, situé à la base de l'aile. Celui-ci occupe tout le côté du métathorax et il n'est, en partie, recouvert que par une mince peau blanche que l'on voit alternativement bomber ou s'affaisser.

Ce sinus — auquel arrive, non seulement le sang qui a circulé dans l'aile, mais aussi (ainsi que nous le démontrerons plus loin) celui d'autres régions du métathorax — fait partie d'un système complexe de sinus sanguins, qui s'étend sous le métatergum **37** — particulièrement à la région postérieure de celui-ci — et qui est en relation avec l'organe pul-

satile métatergal. C'est par l'échancrure, qui se trouve à chacun des angles postérieurs (21, fig. v) du triangle chitineux auquel s'insère l'organe pulsatile, qu'est aspiré le sang qui circule dans ces sinus, dont l'un, 3, longe le métaphragma 23 et communique avec celui du côté opposé.

Ceci n'est pas une simple supposition de ma part ; on peut, par l'expérience suivante, démontrer que les choses sont bien réellement ainsi.

On immobilise un Dytique, avec une aile étendue; puis, avec une aiguille à dissection bien aiguisée, on incise le pli de peau que forme, lorsque l'aile est ouverte, l'apophyse 4 à laquelle s'insère le muscle fléchisseur (soit l'endroit où se trouve la flèche en pointillé, sur la fig. III).

Une goutte de sang sort par la plaie. Il arrive, assez souvent, que celui-ci subit des alternances d'expansion et de retrait, c'est-à-dire qu'il se forme d'abord une goutte à ménisque convexe ; puis, quand le Dytique fait une inspiration, le liquide diminue et rentre en partie dans le corps. Ce phénomène peut se produire plusieurs fois de suite[1].

Chaque fois que la goutte de sang fait saillie, on y mélange, à l'aide d'un fin pinceau, un peu d'encre de Chine dissoute dans une solution de chlorure de sodium à 7 pour mille.

Lorsque l'expérience réussit — c'est-à-dire quand il y a retrait du liquide — on voit celui-ci, en rentrant dans le corps, colorer en noir tout le sang contenu dans le sinus sanguin 2 qui est à la base de l'aile.

Or, si, au bout de quelques minutes (10 ou 15), on met à découvert l'organe pulsatile métatergal 13, on remarque que ce dernier est couvert d'un dépôt noir. Et si, après avoir tué le Dytique et l'avoir fait séjourner quelques jours dans du formol faible, on enlève, fragment par fragment, le tégument du métatergum, on peut reconnaître, par le dépôt qu'a laissé l'encre de Chine, le chemin qu'a suivi le sang. Ce trajet est indiqué par des flèches sur les figures III et V.

On observe, en outre, des dépôts noirs dans les différents sinus sanguins, qui sont entre les muscles du métathorax, du côté opéré.

Ce fait a une certaine importance, car il nous montre que le sinus de la base de l'aile ne reçoit pas seulement le sang qui vient de celle-ci, mais qu'il est en relation directe avec les autres parties du système circulatoire. Et cela nous explique pourquoi l'organe métatergal peut pulser énergiquement sans que le sang circule dans l'aile.

1. Lorsque les choses se passent ainsi, c'est pour le mieux. Mais elles ne se passent pas toujours ainsi ; il y a quelquefois hémorrhagie, sans retrait du liquide. D'autres fois, il n'y a retrait du liquide, qu'après l'écoulement d'une certaine quantité de sang. Il faut, dans ce cas, enlever celui-ci au fur et à mesure qu'il sort.

L'organe métatergal n'a donc pas pour unique fonction de faciliter la circulation centripète de l'aile seule. Il facilite la circulation sanguine centripète du métathorax entier et, par conséquent, celle de l'aile, lorsque le sang circule dans celle-ci.

Il va sans dire que l'expérience ne réussit pas toutes les fois ; mais,

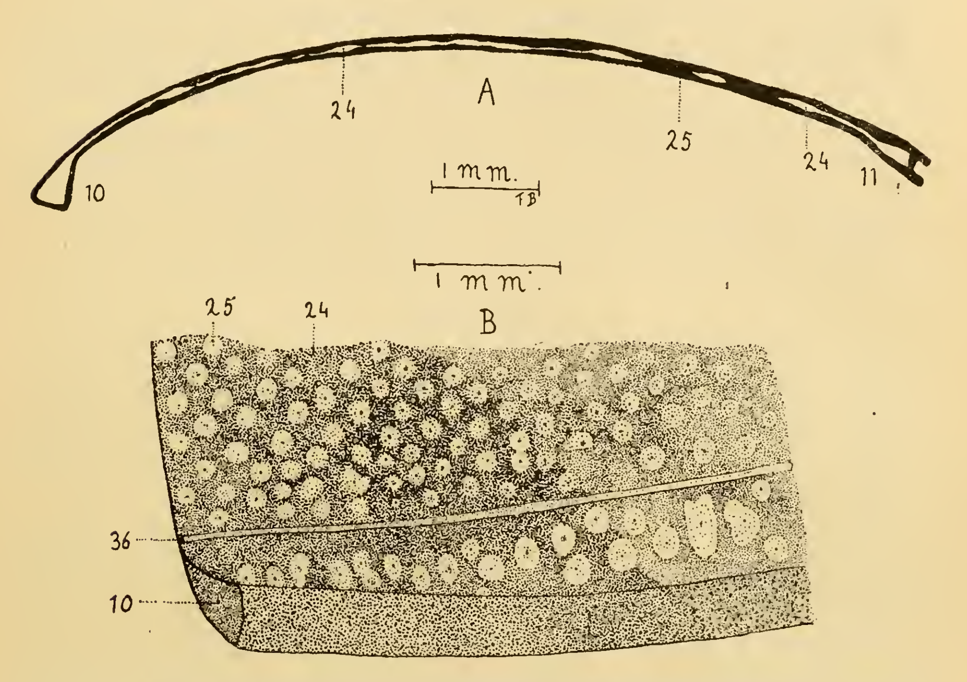


Fig. viii. — A. Coupe transversale d'une élytre, au tiers antérieur, montrant les deux sinus sanguins — latéral **10** et sutural **11** — ainsi que le réseau de lacunes interpariétales **24** qui les font communiquer l'un avec l'autre.
B. Fragment d'une élytre dont — à la partie gauche de la figure — le sinus sanguin latéral et le réseau de lacunes interpariétales ont été injectés avec une matière colorante.
Sur la figure A, le réseau des lacunes est laissé en blanc et les colonnettes chitineuses sont en foncé. Sur la figure B, c'est l'inverse qui a lieu ; les colonnettes sont claires et le réseau de lacunes est foncé.

lorsqu'on a appris à la faire, on obtient, assez souvent, un résultat satisfaisant [1].

Je vais indiquer, maintenant, deux modifications qui compliquent un peu cette expérience, mais qui, en revanche, la complètent et la rendent plus probante.

D'abord, on peut prendre d'une main un morceau de papier buvard et aspirer le sang au fur et à mesure qu'il sort ; puis, au moment où il com-

1. Il arrive même, parfois, que l'encre de Chine se répand dans le système circulatoire presque entier, y compris le vaisseau dorsal pulsatile, le système lacunaire des élytres, le canal alulaire., etc. C'est ainsi que j'ai découvert le petit canal sanguin à la base de l'alula (27, fig. I).

mence à rentrer, on enlève le papier et, au moyen d'un pinceau que l'on tient avec l'autre main, on dépose sur la plaie une goutte de la solution d'encre de Chine. Celle-ci, pénétrant dans le corps à un état plus concentré, la coloration du sang, contenu dans le sinus, se fait d'une manière plus intense.

On peut aussi amincir et dépigmenter le tégument chitineux qui recouvre l'organe pulsatile (12, fig. III), en le grattant avec un fin bistouri. Si, ensuite, on dépose une goutte d'eau sur le tégument ainsi aminci, celui-ci devient suffisamment transparent pour que l'on puisse voir pulser l'organe sous-jacent. Dans ces conditions, on peut observer le phénomène au fur et à mesure qu'il se produit; on voit les particules noires arriver et se déposer peu à peu contre la lame musculaire pulsatile.

CHAPITRE V

Pour ne pas interrompre à tout moment mon récit par de continuelles remarques, j'ai exposé le sujet d'une manière peut-être un peu trop simple et schématique ; aussi ce dernier chapitre doit-il servir de complément et de correctif aux pages précédentes.

Lorsqu'on sectionne le canal alulaire 8, le phénomène du chapelet de bulles d'air ne se produit pas toujours. Suivant l'état du Dytique, d'autres cas peuvent se présenter.

D'abord, il peut arriver qu'au lieu d'un chapelet de bulles d'air, ce soit une colonne aérienne ininterrompue qui prenne la place du sang ; et, alors, ce changement se produit, parfois, si vite que, si l'on n'est pas prévenu, on ne s'en aperçoit pas. Le canal est plein d'air au lieu d'être plein de sang ; mais cela modifie à peine son aspect.

Si l'on dépose une goutte d'encre de Chine, étendue d'eau, sur le bord de l'alula (par exemple en 8, fig. I et II) et que l'on incise le canal, au milieu de cette goutte, ce n'est pas de l'air qui sera aspiré, mais le liquide en question. On verra, alors, au moment où l'on coupe le canal, la partie de celui-ci qui est en relation avec le scutellum se remplir de liquide noir ; tandis que la partie attenante à l'élytre reste incolore, pleine de sang.

Pour que ces expériences réussissent, il va sans dire qu'il faut que le Dytique soit en bonne santé ; s'il est trop affaibli, ou malade, il n'y a pas d'aspiration.

D'autre part, j'ai observé, quelquefois, que, chez des Dytiques en

bonne santé, le phénomène ne se produit pas d'emblée, tel que je l'ai décrit.

J'ai indiqué que, lorsqu'on sectionne le canal alulaire, il n'y a pas d'hémorrhagie. Cela est vrai dans la majorité des cas ; cependant, parfois, j'ai vu du sang sortir par les deux bouts du canal alulaire, au moment de l'opération. Mais, peu de temps après, lorsque j'eus enlevé le sang extravasé, le phénomène de l'aspiration se produisit et une colonne d'air remplaça le liquide dans la portion scutellaire du canal.

Ces remarques s'appliquent aussi à ce qui se passe lorsqu'on expérimente sur la veine alaire postérieure 5.

Ces petites différences sont, du reste, faciles à expliquer.

Lorsque j'ai traité de la circulation du sang dans les élytres, j'ai indiqué que, quand on sectionne un de ces organes, il se forme un ménisque convexe dans le sinus latéral et un ménisque concave dans le sinus sutural. Pour simplifier, j'ai admis que le sang est sous une pression positive dans le premier sinus et qu'il est sous une pression négative dans le second.

Cela est vrai dans l'exemple donné ; mais il est probable que, chez l'insecte intact, cela n'est pas le cas.

Il faut admettre, je crois, que dans le sinus sanguin latéral, le sang se trouve sous une pression positive variable, que nous admettrons valoir 5, lorsqu'elle est à son maximum, c'est-à-dire quand l'insecte fait des efforts. A partir de ce sinus, la pression à laquelle est soumis le sang diminue progressivement jusqu'à l'organe pulsatile, où nous pouvons admettre qu'elle équivaut à 0, ou même qu'elle devient négative.

Il en résulte que, dans les régions intermédiaires entre le sinus latéral et l'organe pulsatile, le sang se trouve sous une pression qui est toujours positive, mais décroissante, comprise entre 5 et 0. Si donc, on ouvre le sinus sutural ou le canal alulaire, on comprend aisément qu'il se produise d'abord une petite hémorrhagie et qu'un ménisque concave n'apparaisse qu'ensuite du côté scutellaire.

Si le Dytique est affaibli ou anémié, la pression sous laquelle se trouve le sang dans le corps entier est diminuée. Admettons qu'elle soit réduite de deux degrés : la pression du sang dans le sinus latéral vaudra 3 ; vers l'organe pulsatile, elle vaudra — 1 environ ; elle sera franchement négative.

Dans ce cas, on obtiendra d'emblée le phénomène de l'aspiration ou du ménisque concave.

Moseley, qui a étudié la circulation du sang dans les ailes de *Blatta*

orientalis, a remarqué qu'elle s'affaiblissait et finissait par disparaître, quand l'insecte est insuffisamment nourri ou lorsqu'il est depuis longtemps en captivité.

D'autre part, Bowerbank — qui a fait une étude semblable sur les ailes de *Chrysopa Perla* — n'a observé un cours régulier du sang que sur des sujets fraîchement capturés. Assez vite, le sang ne présente plus, dans ces organes, que d'irréguliers mouvements de va-et-vient ; puis la circulation y cesse.

Mes observations ayant été faites en hiver, sur des Dytiques captifs depuis plusieurs mois, j'ai supposé que l'absence habituelle de la circulation du sang dans leurs ailes pouvait provenir de ce fait. Aussi, dès que le printemps fut venu et que je pus recommencer à pêcher, je me mis à examiner les ailes des Dytiques le plus vite possible après leur capture. Le résultat fut négatif ; le sang ne circulait pas dans les ailes. Mais, vers la fin de juillet, ayant capturé deux D. *marginalis* et un *punctulatus* et ayant examiné ces insectes, dès mon retour à la maison, je constatai, chez tous trois, assez nettement, le phénomène de la circulation du sang dans les ailes, tel que je l'ai décrit plus haut. Il ne dura que quelques minutes.

Il semble donc bien que, chez certains insectes, le sang ne circule dans les ailes que chez les sujets qui sont en excellente santé, ce qui n'est pas le cas pour ceux qui sont en captivité et pour ceux qui viennent de subir un long hivernage.

Les observations faites par les naturalistes que j'ai cités — Nicolet, Moseley, Bowerbank — montrent que le phénomène de la circulation du sang dans les ailes et dans les élytres a déjà été constaté chez plusieurs insectes. Cependant, encore actuellement, divers naturalistes nient qu'il y ait une circulation sanguine dans ces organes.

Ce qui, dans mon travail, est nouveau, c'est d'avoir reconnu que *cette circulation résulte, en partie, de l'action d'organes spéciaux, qui agissent par aspiration.*

Ces organes, en effet, ne sont pas propres aux Dyticidés. Ils n'existent, toutefois, pas chez tous les insectes ; cependant, j'en ai observé de semblables — où *d'à peu près semblables* — chez plusieurs d'entre eux, appartenant aux différents ordres de cette classe.

J'ai constaté leur présence, par exemple, chez : Grillon, Dectique, Sauterelle, Cossus et divers papillons, Taons, Panorpe, chez divers Tipu-

lidés et chez divers Ephémérides. En revanche, quoique JANET ait signalé leur présence chez les Fourmis ailées, je ne les ai pas observés chez les Hyménoptères que j'ai examinés : Frelon, Bourdon. Je ne les ai pas trouvés non plus, chez divers insectes, chez lesquels je pensais devoir les rencontrer, entre autres chez l'Hydrophile et chez le Hanneton [1].

D'autre part, chez les insectes cités plus haut, qui sont pourvus de ces organes, il ne m'a pas été possible de faire de ceux-ci une étude aussi

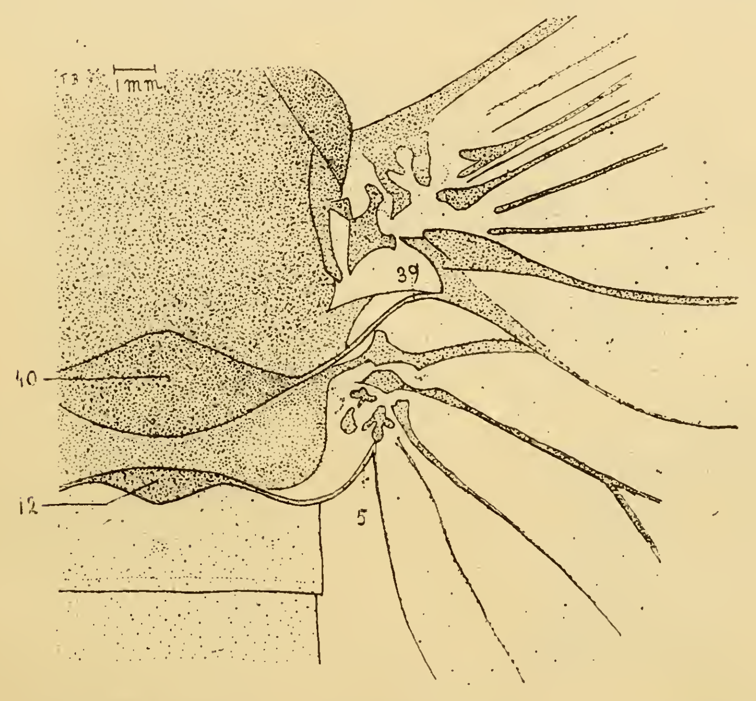


FIG. IX. — *Cossus ligniperda* ; base des ailes et région dorsale du thorax, dont on a enlevé les poils et les écailles.

complète que celle que j'ai consacrée à l'organe métatergal des Dytiques. Je me contenterai de signaler, ici, « à titre de renseignement » ce que j'ai observé chez le Cossus, le Dectique et le Taon, soit chez un Lépidoptère, chez un Orthoptère et chez un Diptère.

Lorsque ces faits auront été contrôlés et, je l'espère, reconnus exacts, je ne doute pas qu'on n'en observe de semblables chez beaucoup d'autres insectes.

1. Chez l'Hydrophile, il n'y a ni canal alulaire, ni veine alaire postérieure, ni organe métatergal. Chez le Cybister, il y a un organe métatergal ; mais il n'y a pas de veine alaire postérieure. Chez le Hanneton, il n'y a ni veine alaire postérieure, ni organe métatergal, ni alula.

Chez *Cicindela comprestris*, il y a alula, canal alulaire, veine alaire postérieure. Le sang circule dans ces organes, comme nous avons indiqué qu'il le fait chez le Dytique.

Cossus ligniperda, fig. IX. Lorsqu'on enlève les poils du thorax et les écailles qui revêtent les ailes de ce papillon, on constate que le bord postérieur des ailes est formé — à la base de celles-ci — par un bourrelet qui aboutit au bord postérieur du mésotergum pour les ailes antérieures et à celui du métatergum pour les ailes postérieures. Lorsqu'on sectionne ce bourrelet, par ex. en **39**, le phénomène de l'aspiration (tel que nous l'avons décrit chez le Dytique) se produit, surtout avec l'encre de Chine.

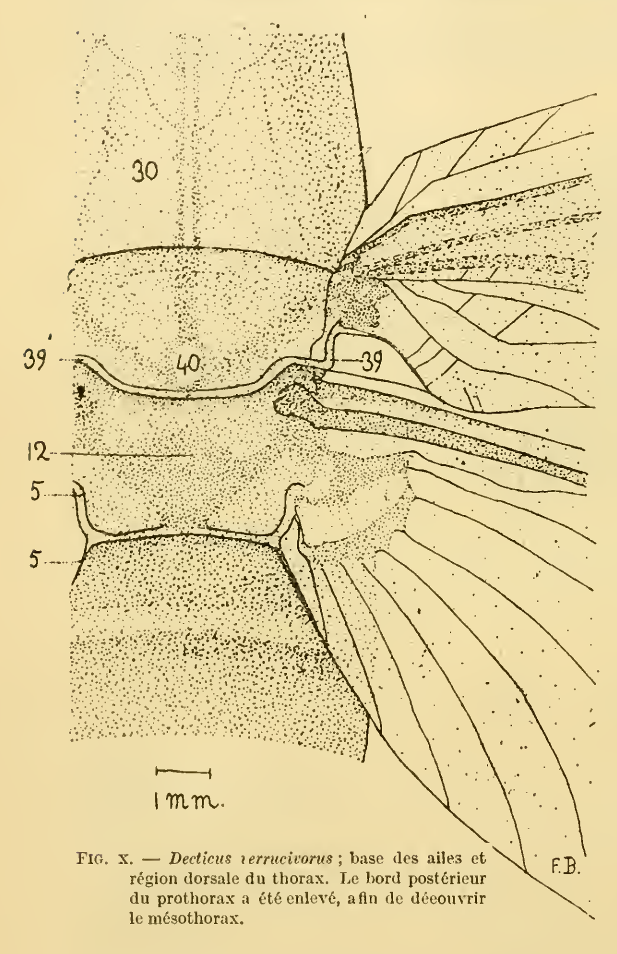


Fig. x. — *Decticus verrucivorus*; base des ailes et région dorsale du thorax. Le bord postérieur du prothorax a été enlevé, afin de découvrir le mésothorax.

Si l'on enlève le tégument dorsal médian et postérieur du mésotergum **40** et celui du métatergum **12**, on constate que, sous ceux-ci, il y a quelque chose qui pulse.

On a signalé que, chez certains Lépidoptères, l'aorte forme, dans le thorax, une boucle, dirigée en haut, qui vient affleurer le tégument. Or, chez le Cossus, c'est à l'endroit où l'aorte affleure le tégument que se trouve l'organe en question.

J'ajouterai encore que, dans la suite, j'ai observé les mêmes phénomènes, d'une manière beaucoup plus nette, chez divers Bombycidés et Noctuelles indéterminés. Chez la plupart d'entre eux, le tergum est si mince et si transparent que, lorsqu'on a enlevé les poils ou les écailles qui le garnissent, on voit admirablement bien, à travers le tégument, pulser l'organe sous-jacent.

Decticus verrucivorus, fig. x. On constate que, chez cet insecte, il y a au mésotergum **40** et au métatergum **12**, un petit écusson, auxquels abou-

tissent corrélativement le bourrelet **39** qui forme le bord postérieur de l'élytre et celui **5** qui forme le bord postérieur de l'aile, à la base de ces organes.

Si l'on sectionne ces bourrelets, le phénomène de l'aspiration se produit, surtout avec l'encre de Chine.

Si, d'autre part, l'on enlève le tégument qui constitue ces deux petits écussons, **40** et **12**, on met à découvert, sous chacun d'eux, un organe pulsatile.

Tabanus bovinus, fig. XI. C'est, chez ce Taon, qu'on peut le plus facilement observer l'organe pulsatile ; parce que, chez cet insecte, il est remarquablement grand. Il occupe la partie postérieure médiane dorsale du thorax ; cette région a l'aspect d'un écusson aplati **41** ; elle est séparée par un sillon du reste du tergum [1].

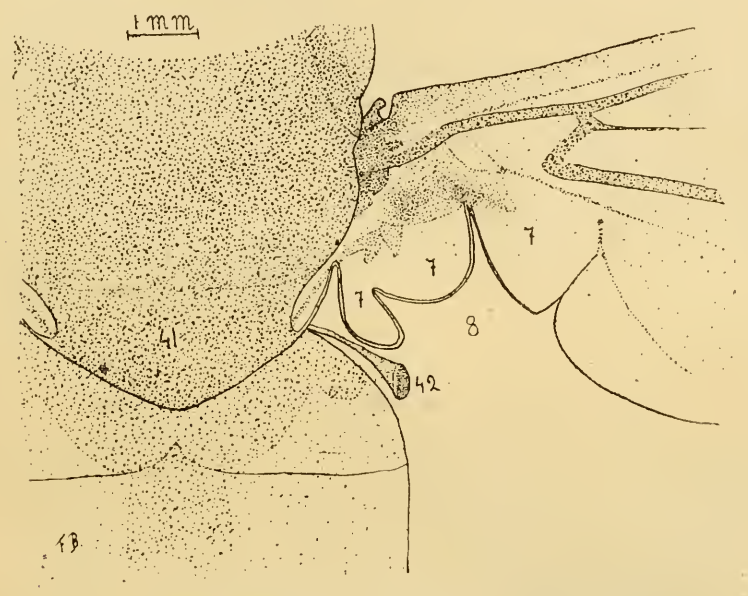


FIG. XI. — *Tabanus bovinus* ; base de l'aile droite et région dorsale du thorax.

Près de l'insertion au corps, le bord postérieur de l'aile est profondément découpé ; il forme trois lobes, qui portent le nom de lobes alaires **7** (ou alula ; le plus interne correspond, en effet, à l'alula, chez le Dytique).

Leur bord externe est constitué par un bourrelet — la veine, ou canal alulaire **8** — qui aboutit au tégument **41**, qui recouvre l'organe pulsatile.

1. Chez les Muscidés, le thorax et les ailes ont une conformation semblable et, chez ces insectes, le phénomène de l'aspiration existe. Je n'ai cependant pas réussi à trouver, chez eux, l'organe pulsatile. La place où celui-ci devrait être, est occupée par un sac aérien, qui, probablement, empêche de le voir.

Lorsqu'on sectionne ce bourrelet (par exemple en **8**), le phénomène de l'aspiration se produit, très net avec l'encre de Chine. Et, si l'on enlève le tégument **41** qui forme l'écusson, on met à découvert l'organe pulsatile, que l'on voit admirablement bien pulser.

Je me permettrai, pour terminer, de faire remarquer que l'organe, qui fait l'objet de cette notice, présente un certain intérêt au point de vue anatomique et, surtout, au point de vue physiologique.

En effet, vu sa grande dimension (largeur, 2 mm. ; longueur, 1 mm.), il est facile à étudier — ce qui n'est pas le cas pour d'autres organes pulsatiles qui ont été signalés, à différents endroits du corps, chez divers insectes [1] (dans les pattes des Hémiptères aquatiques ; à la base des antennes, chez quelques Lépidoptères et Orthoptères).

En outre, en procédant comme nous l'avons indiqué, on peut voir fonctionner ces organes sur les Taons et sur les Dytiques ; et, ces insectes n'étant pas rares, il est facile de s'en procurer.

Vandœuvres (Genève), juillet 1915.

Tableau indiquant ce que désignent les lettres et les chiffres

A, B (B*a*), C, D, E, F, G, H, : nervures longitudinales.
AA : chambre sanguine à l'extrémité de A, dite « carrefour ».
AD, D*a*, D*b*, D*c*, D*e*, E*a* : nervures transversales.
S 1 : Stigmate pro-mésothoracique.
S 2 : Stigmate métathoracique sous-épimérien.
S 3 : premier stigmate abdominal.
S 4 : second stigmate abdominal.
M : muscle longitudinal médian du métathorax.
N : muscle postérieur et latéral du métathorax.
P, R, S, T : muscles de la hanche du mésothorax.
1 : Epaississement chitineux près du pli de flexion.
2 : Sinus sanguin métatergal à la base de l'aile.
3 : Branche métaphragmale de 2.
4 : Apophyse chitineuse à laquelle s'insère le muscle fléchisseur de l'aile.
5 : Veine alaire postérieure.
6 : Vaisseau antérieur de l'aile.
7 : Alula.
8 : Canal alulaire.
9 : Scutellum.
10 : Renflement latéral de l'élytre ou épipleure. Sinus sanguin latéral.
11 : Renflement sutural de l'élytre. Sinus sanguin sutural.
12 : Partie du métatergum recouvrant l'organe pulsatile métatergal.
13 : Organe pulsatile métatergal (lame musculaire).
14 : Extrémité antérieure du triangle chitineux, auquel s'insère **13**.
15 : Fibrilles contractiles.

1. Voir : HENNEGUY, page 87.

16 : Fentes, clapets.
17 : Orifice du canal qui fait communiquer 13 avec 18.
18 : Vaisseau dorsal pulsatile ; aorte.
19 : Canal réunissant 13 à 18.
20 : Paroi ventrale de 13, recouvrant les muscles médians du métathorax.
21 : Echancrure par laquelle arrive le sang.
22 : Crêtes latérales du triangle, auquel s'insère 13.
23 : Métaphragma.
24 : Réseau lacunaire de l'élytre.
25 : Colonnettes chitineuses.
26 : Apophyse basale de l'élytre.
27 : Petit canal sanguin, à la base de l'alula.
28-28 : Pli de flexion transversale de l'aile.
29 : Epaississement chitineux, à la base de l'aile.
30 : Prothorax.
31 : Episterne mésothoracique.
32 : Tronc trachéen duquel partent plusieurs des trachées de l'élytre : 36, fig. 1).
33 : Œsophage.
34 : Apophyse mésosternale.
35 : Ganglion métathoracal.
36 : Trachées de l'élytre.
37 : Métatergum.
38 : Epimère mésothoracique.
39 : (fig. IX et X). Bourrelet, soit veine alaire postérieure de l'aile antérieure.
40 : (fig. IX et X). Région du mésotergum où se trouve l'organe pulsatile mésotergal.
41 : Tégument recouvrant l'organe pulsatile.
42 : Balancier.

BIBLIOGRAPHIE

1837. BOWERBANK. Observation on the Circulation of Blood in the Wing of Chrysopa Perla. (*The Entomological Magazine.* Vol IV).

1909. — BROCHER. Sur l'organe pulsatile observé dans les pattes des Hémiptères aquatiques. (*Annales de Biologie lacustre.* Tome IV).

1914. — Recherches sur la Respiration des Insectes aquatiques. Les Dyticidés (second article) suivi d'une notice sur les mouvements respiratoires de l'Hydrophile. (*Annales de Biologie lacustre.* Tome VII, Bruxelles).

1904. — HENNEGUY. Les Insectes. Paris.

1906. — JANET. Sur un organe non décrit du thorax des fourmis ailées. (*Comptes. rendus de l'Académie des Sciences.* Tome 146. Paris).

1871. — MOSELEY. On the circulation in the Wings of Blatta and other Insects. (*Quarterly journal of Microscopical Science.* Vol. XI. New Série).

1847. — NICOLET. La circulation du sang chez les Coléoptères. (*Annales des Sciences naturelles.* Série 3, Tome VII).

1912. — OBERLÉ. Das Blutgefässystem von *Dytiscus marginalis.* Inaugural Dissertation. Marbourg.

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
Tome 55, p. 375 à 391, pl. VI et VII
20 Janvier 1916

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE L'ENTOVALVA (SYNAPTICOLA) PERRIERI MALARD MOLLUSQUE ACÉPHALE COMMENSAL DES SYNAPTES

PAR

R. ANTHONY
Assistant au Museum d'Histoire naturelle (Paris).
Directeur adjoint du Laboratoire maritime de Saint-Vaast-la-Hougue.

TABLE DES MATIÈRES

PRÉLIMINAIRES

Voici les raisons qui m'ont déterminé à écrire ce mémoire :

En **1903**, A. E. Malard signalait à Saint-Vaast-la-Hougue l'existence d'un petit Mollusque acéphale commensal de la *Synapta inhærens* Muller et lui donnait le nom de *Synapticola Perrieri*. Dans sa courte publication [1]

Nota : Voir R. Anthony : *Association française. Congrès du Havre*, 1914. Note préliminaire sous ce même titre.

1. A. E. Malard : Sur un Lamellibranche nouveau parasite des Synaptes. (*Bull. Mus. Hist. nat.* 1903 n° 7, page 342.)

qui n'avait dans son esprit que la signification d'une note préliminaire, il se borna à indiquer, sans donner aucune figure, quelques-uns des caractères morphologiques principaux de cet animal et quelques détails éthologiques le concernant.

Le 9 février 1914, A. E. Malard, brutalement frappé, nous quittait sans avoir donné suite à son projet d'étudier d'une façon plus complète l'animal qu'il avait découvert.

En 1890, Voeltzkow [1] avait déjà décrit un acéphale également commensal des Synaptes qu'il avait rencontré dans la baie de Zanzibar et auquel il avait donné le nom d'*Entovalva mirabilis.* Cet animal paraît être à tous égards, et ce fait n'avait point échappé à Malard, très voisin de la *Synapticola Perrieri.* Nous verrons même que les deux animaux ne sauraient être séparés au point de vue générique. Mais l'auteur allemand donne une description tellement incomplète de l'*Entovalva*, la figure d'ensemble qui accompagne son mémoire est à ce point schématisée que nous ne pouvons guère nous baser sur les renseignements qu'il apporte pour nous faire une idée suffisante du curieux type morphologique que réalisent ces deux animaux, dont nous ne possédons en somme aucune figuration exacte et précise.

Durant les étés que je passai à Tatihou, de 1904 à 1909, je recueillis sur les indications de notre regretté chef des travaux quelques exemplaires de *Synapticola* qui me permirent de rédiger quelques notes succinctes complétant les siennes ainsi que d'effectuer quelques croquis [2].

Depuis 1909, j'ai vainement fouillé le gisement habituel des Synapticola et n'en n'ai point rencontré un seul exemplaire ; les recherches effectuées par A. E. Malard à partir de cette date paraissent également avoir été vaines.

Faisant part de mes déceptions, au début de l'année 1914, à l'un de nos hôtes habituels de l'île Tatihou, et qui connaît particulièrement bien la faune des côtes du Cotentin, M. R. Herpin, ce dernier eut l'amabilité extrême de mettre à ma disposition un des deux exemplaires que A. E. Malard lui avait offert jadis à l'époque où l'on en recueillait sans beaucoup de peine. Cette circonstance m'a permis de compléter sur certains points ma documentation antérieure.

1. Voeltzkow : *Entovalva mirabilis* Eine schmarotzende Muschel aus den Darm einer Holothurie. (*Zool. Jahrbrucher.* System. V, 1890.)

2. Les collections du laboratoire de Tatihou renferment un exemplaire intact de *Synapticola Perrieri* provenant des récoltes de 1904 à 1909.

Je crois utile aujourd'hui, en dépit du caractère encore très insuffisant qu'elle présente, de publier cette courte étude, d'autant qu'il n'est pas certain que les *Synapticola* reparaissent jamais à Saint-Vaast-la-Hougue[1].

I. La question de dénomination

Faut-il conserver la dénomination générique de *Synapticola* donnée par A. E. Malard ? Ce terme avait été préemployé en 1892 par Voigt[2] pour désigner un Copépode parasite de la *Synapta Kefersteini*. Sel. Il faut donc l'abandonner.

D'après P. Pelseneer[3] le nom générique qui s'imposerait serait celui d'*Entovalva*, créé par Voeltzkow[4] en faveur de l'acéphale qu'il avait rencontré vivant dans la région antérieure du tube digestif d'une Synapte de la baie de Zanzibar (*Entovalva mirabilis*). En effet, les différences qui séparent l'animal de Malard et celui de Voeltzkow ne paraissent pouvoir être considérées que comme d'ordre spécifique.

Il importe cependant de remarquer que si le nom d'*Entovalva* paraît très bien convenir à l'Acéphale de Zanzibar dont la coquille serait complètement recouverte par le manteau, il convient moins bien à celui de Saint-Vaast-la-Hougue, chez lequel les lobes palléaux ne parviennent jamais à cacher complètement les valves.

Au surplus, cette considération, pour logique qu'elle soit, ne paraît guère avoir, au point de vue des règles habituellement suivies en systématique, une importance capitale : nombreux sont les exemples de dénominations impropres qu'on a cependant décidé de maintenir en se basant sur le principe de priorité.

Nous dirons donc avec P. Pelseneer : *Entovalva Perrieri* Malard.

II. Indications éthologiques.

A. — Gisement : L'*Entovalva Perrieri* se rencontrait à Saint-Vaast-la-Hougue dans la zone du balancement des marées. On la recueillait dans

1. Il ne m'est pas actuellement possible de publier les résultats de mes recherches sur les rapports des organes internes. J'ai effectué un certain nombre de coupes, mais les individus qui m'ont servi à les faire n'avaient point été fixés en vue d'une étude d'anatomie microscopique. Aussi, ces coupes n'ont-elles pas les caractères de netteté nécessaires à la reproduction. Mieux vaut attendre, à mon sens, que de nouveaux individus puissent être rencontrés pour publier ce complément de documentation.

2. Voigt : *Synapticola teres* n. g. und n. sp. ein parasitische Copepode aus *Synapta Kefersteini*. (*Zeistchr. f. Wiss. Zool.* 1892, p. 31-42.)

3. P. Pelseneer : Phylogénie des Lamellibranches commensaux. (*Bull. Acad. Roy. Belgique* 1909, p. 1144-1150)

4. Voeltzkow : *Loco citato*.

une région sise entre l'île Tatihou et le littoral du Continent, au Nord du chemin appelé Rhun praticable à marée basse. Cette région qui marque l'emplacement d'anciens parcs à huîtres se reconnaît assez facilement à de vieux piquets de bois encore incomplètement détruits et servant de substratum de fixation à des Algues, à des Hydroïdes et à des Bryozoaires.

Le fond, constitué de sable vaseux et caillouteux, est surtout habité par des *Nephtys*, des *Solen*, des *Psammobia vespertina*, des *Tapes pullastra* et *decussatus*, des *Synapta inhœrens* enfin. C'est sur ces dernières, enfouies à 25 ou 30 centimètres environ, que l'on trouve les *Entovalva*.

Une seule fois, j'ai recueilli une *Synapta inhœrens* portant une *Entovalva* sur le banc de sable fin situé au sud de Rhun.

b. — Mode fixation : L'*Entovalva Perrieri* est fixée sur le corps de la Synapte, rarement à la base des tentacules, le plus souvent, comme l'a observé Malard, vers le tiers postérieur du corps. J'ai trouvé, comme cet auteur, jusqu'à 3 individus sur le même hôte. La fixation s'opère par l'intermédiaire d'une volumineuse papille située à la face ventrale du pied et qui correspond à l'orifice de la glande byssale. On voit, ainsi que le signale encore A. E. Malard, une petite érosion sur le corps de la Synapte au point où l'*Entovalva* était fixée. En arrachant violemment cette dernière, on arrache en même temps parfois un fragment des téguments de la Synapte, et j'ai même trouvé souvent des débris de ces téguments dans la cavité palléale de l'*Entovalva* où ils avaient été entraînés vraisemblablement au moment de la rétraction du pied.

Le commensalisme est donc ici très net quoique moins accentué que chez l'*Entovalva mirabilis* qui pénètre jusqu'à l'intérieur de la première portion du tube digestif de la Synapte. Il est plus accusé en tous cas que chez la *Montacuta ferruginosa* que l'on trouve non pas seulement, comme le disent généralement les auteurs, entre les piquants de l'*Echinocardium cordatum* Penn. mais aussi, à une certaine distance de cet Oursin, dans la loge qu'il occupe dans le sable [1].

1. J'ai recueilli de nombreuses *Montacuta ferruginosa*, au cours d'un séjour en 1905 au laboratoire maritime du Portel, dans le banc de sable qui longe le côté nord de la jetée du port en eau profonde de Boulogne. J'en recueille également chaque année au lieu dit Cameros sur la côte Nord-Est de la baie de Douarnenez (Finistère).

Outre ces Montacuta vivant en compagnie des *Echinocardium cordatum*, j'en ai également rencontré sur ce même banc de sable du port en eau profonde de Boulogne, d'une forme un peu différente, plus courtes et plus ramassées, plus petites de taille accompagnant dans ses galeries et parfois au nombre de 5 ou 6 individus la *Ceratonereis longissima*.

P. Pelseneer (*loco citato* **1909**) rapporte que Ch. Perez aurait également recueilli à Arcachon une *Montacuta* sur le *Sipunculus nudus*. Il la dénomme *Montacuta Perezi*. Mais en **1911** (Lamellibranches de l'Expédition du Siboga, p. 46), il reconnait s'être trompé et avoir eu affaire au *Lepton glœbrum* de Paul Fischer, **1873**, animal tout différent.

Nous verrons plus loin que, chez ces trois types d'Acéphales voisins au point de vue des affinités, à ces divers degrés de commensalisme correspondent des dispositions morphologiques légèrement différentes.

c. — MODE DE PROGRESSION : Lorsque l'on détache une *Entovalva*

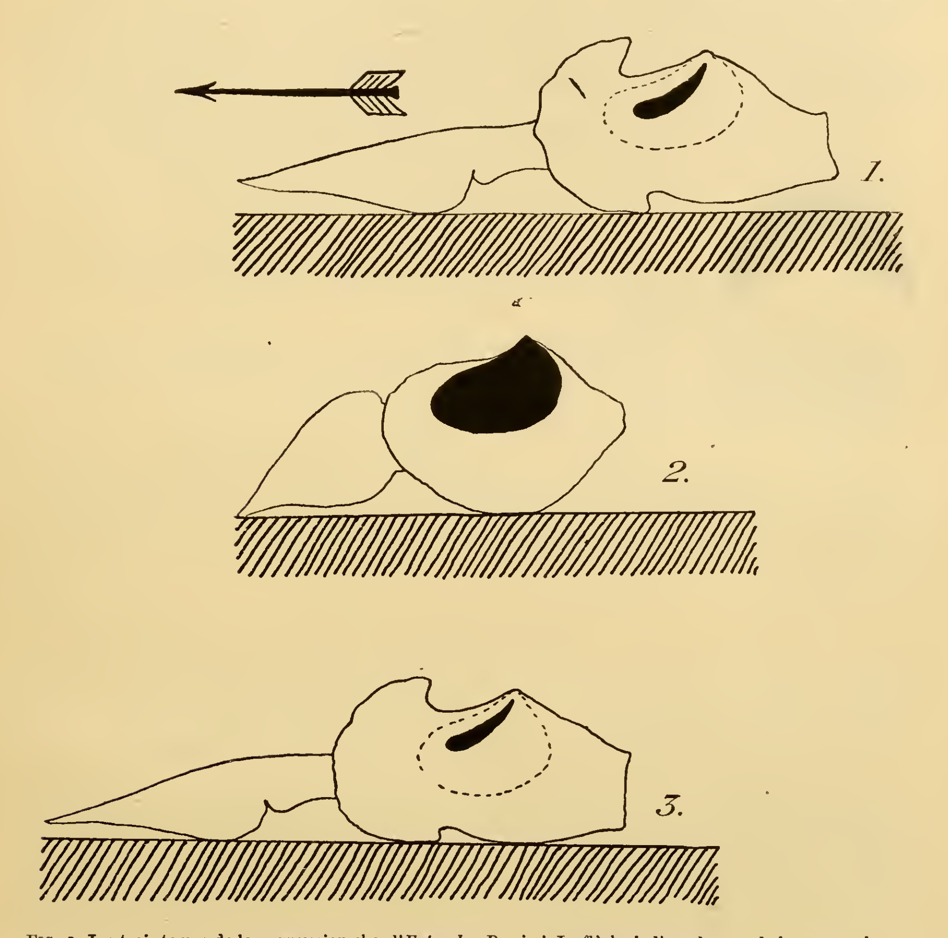


FIG. I. Les trois temps de la progression chez l'*Entovalva Perrieri*. La flèche indique le sens de la progression.

des téguments de son hôte, on peut la voir progresser avec une certaine rapidité, soit à la surface de ces derniers, soit sur le fond d'un cristallisoir. L'animal se trouve alors placé en euthétisme abdominothétique [1], c'est-à-dire qu'il repose sur sa face abdominale, son plan sagittal étant perpendiculaire au substratum.

1. Voir pour la définition de ces termes ; R. ANTHONY : Influence de la fixation pleurothétique sur la Morphologie des Mollusques acéphales dimyaires. *Ann. des Sc. naturelles. Zoologie.* Paris 1905.

On peut, dans la progression, saisir les trois temps suivants :

Premier temps. — Le pied et le siphon sont étendus au maximum, les valves sont écartées et recouvertes par le lobe réfléchi du manteau aussi largement que possible.

Deuxième temps. — Les valves se rapprochent légèrement, le siphon et le lobe réfléchi du manteau se rétractent et l'animal, prenant un point d'appui sur l'extrémité antérieure de son pied amène son corps en avant.

Troisième temps. — Prenant alors un point d'appui sur la région postérieure de son pied, l'animal étend ce dernier ; en même temps, le siphon s'allonge, les valves s'écartent, le lobe réfléchi du manteau remonte sur la coquille et l'on revient au premier temps. (Voy. fig. I.)

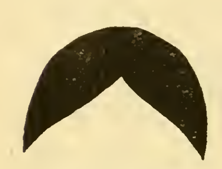


FIG. II. Coupe schématique transversale du pied de l'*Entovalva Perrieri* au moment où il se reploie longitudinalement pour rentrer entre les valves.

Si l'*Entovalva* étant dans un cristallisoir, on place à son voisinage une Synapte, elle se dirige immédiatement vers elle et va s'y fixer.

Lorsque, par une excitation mécanique, on provoque la rétraction complète de l'animal, le pied se replie longitudinalement, suivant sa face ventrale (voy. fig. 2), pour rentrer dans la cavité palléale où il disparaît tout à fait.

III. Morphologie

a. — ASPECT GÉNÉRAL.

L'*Entovalva Perrieri* est un petit Acéphale de forme allongée mesurant environ 8 millimètres à l'état d'extension maxima et de 3 à 4 seulement à l'état de contraction complète. Sa hauteur dorso-ventrale ne dépasse guère 3 millimètres environ.

L'aspect général qui est très voisin de celui de l'*Entovalva mirabilis* est représenté dans la figure 3.

b. — COQUILLE.

La coquille est mince, formée de deux valves égales et symétriques [1], à peu près quadrangulaires, réunies à leur sommet suivant une région très étroite ; ces valves sont très développées en avant, raccourcies brusquement, au contraire, en arrière. Elles sont blanches et translucides, mais presque toujours elles sont recouvertes de taches de rouille très analogues

1. J'ai recueilli une fois un exemplaire à valves devenues asymétriques à la suite sans doute d'un accident de croissance.

à celles que l'on observe plus nombreuses et confluentes d'ordinaire sur la coquille de la *Montacuta*. Les stries d'accroissement seules se distinguent à la surface.

Tous ces caractères que nous venons d'énumérer avaient été vus par A. E. Malard en 1903. Nous ajouterons que la prodissoconque est toujours très visible, que la charnière est totalement dépourvue de dents et que le périostracum très développé dépasse toujours la partie calcaire, surtout de part et d'autre du point d'attache des deux valves.

De tous les caractères de la coquille, les plus importants à retenir

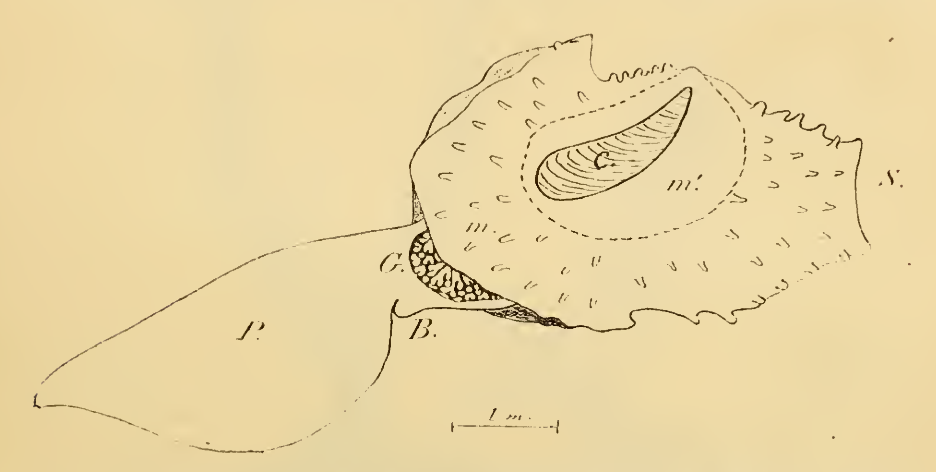


Fig. III. Aspect général extérieur de l'*Entovalva Perrieri*. Vue latérale gauche. (Demi schématique). *m*, manteau; *m'*, lobe du manteau réfléchi sur la coquille ; *c*, partie de la coquille visible au moment de l'extension complète; les limites de la coquille sont indiquées par un trait pointillé; *P*, pied; *B*, papille byssale; *G*, glande génitale ; *S*, siphon.

sont d'abord le développement exagéré des valves en avant, caractère peu commun chez les Acéphales, comme le fait remarquer P. Pelseneer [1] et qui rapproche singulièrement aussi bien l'*Entovalva Perrieri* que l'*Entovalva mirabilis* du genre *Montacuta*, ensuite, l'absence de dents qui existent au contraire à la charnière de la *Montacuta*.

c. — Ligament.

Le ligament n'a point été examiné par A. E. Malard. Voeltzkow ne l'a point étudié non plus sur l'*Entovalva mirabilis*.

Il peut être décomposé en deux parties : l'une externe représente le ligament fibreux, punctiforme, mais paraissant se prolonger le long du bord dorsal de la coquille se confondant plus ou moins avec le perios-

1. P. Pelseneer : *Loco citato*.

tracum de cette région ; l'autre interne représente le ligament élastique : ce dernier s'insère à partir du crochet suivant une ligne légèrement oblique en arrière, étroite, mais s'élargissant peu à peu, à partir du point

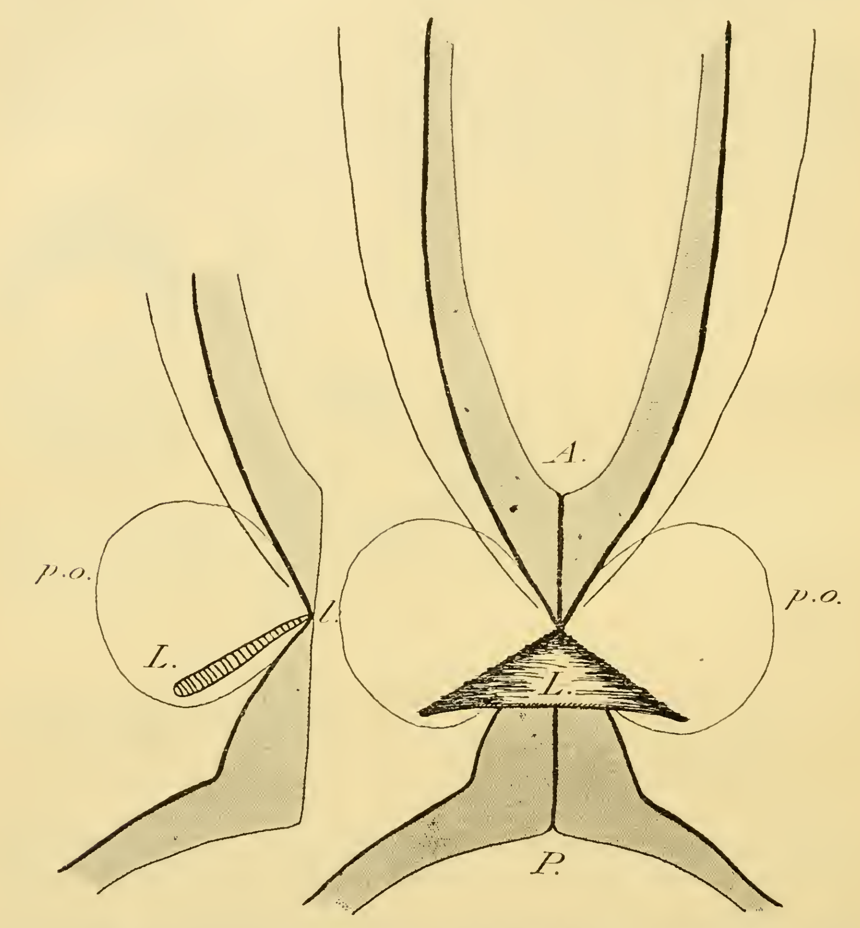


Fig. IV. La région de la charnière et du ligament chez l'*Entovalva Perrieri* (Vue intérieure). *A*, région antérieure ; *P*, région postérieure ; *L*, ligament élastique ; *l*, ligament fibreux ; *p. o*, prodissoconque. Le periostracum est en grisé.

où elle débute ; ses limites ne dépassaient pas celles de la prodissoconque sur les exemplaires que j'ai examinés.

Ce ligament est très voisin de celui de la *Montacuta* pour ne pas dire identique. Chez ce dernier animal et lorsque les valves ne sont point séparées, le ligament élastique interne se présente comme chez l'*Entovalva Perrieri* sous l'aspect d'un petit bourrelet triangulaire ou, plus exactement encore, en forme de trapèze. (Voy. fig. 4 et 5.)

d. — Manteau.

Le manteau est très développé, surtout en arrière où il se dilate, constituant un court et large siphon en forme de cloche ou de dôme et dont les



Fig. v. La région de la charnière et du ligament chez la *Montacuta ferruginosa*. A, région antérieure; *P*, région, postérieure; *L*, ligament élastique; *l*, ligament fibreux se continuant en arrière le long du bord dorsal de la valve; *d. d'*, dents de la charnière.

parois sont fortement musclées (A. E. Malard). Il est d'un blanc laiteux et recouvert de fortes papilles (A. E. Malard). Il dépasse largement les valves et se réfléchit à leur surface au moment de l'extension n'en laissant

voir qu'une minime partie, mais jamais, comme chez l'*Entovalva mirabilis*, il ne les recouvre complètement. Notons encore que la partie du manteau qui se reploie sur les valves est dépourvue de papilles. (Voy. fig. 3.)

Le manteau présente sur la ligne sagittale deux orifices seulement : l'un antérieur, très considérable, à bords largement évasés, s'étendant dorsalement presque jusqu'aux crochets, c'est l'orifice pédieux ; l'autre postérieur plus réduit, c'est l'orifice du siphon (A. E. MALARD).

Il convient de signaler cependant que souvent le siphon se contracte de telle façon qu'il semble donner l'apparence d'être double. Il se forme

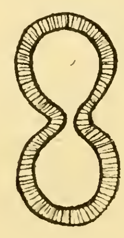


FIG. VI. Coupe transversale schématique du siphon chez l'*Entovalva Perrieri* pour montrer son dédoublement physiologique.



FIG. VII. Valve droite de l'*Entovalva Perrieri*. Vue intérieure ; pour montrer les insertions des muscles. *a*. A muscle adducteur antérieur; *a*. P, muscle adducteur postérieur; *r*. A, muscle rétracteur antérieur du pied; *r*. P, muscle rétracteur postérieur du pied ; *m*, impression des muscles palléaux.

une sorte de sillon longitudinal sur ses deux faces d'avant en arrière. Cette tendance au dédoublement du siphon unique est peut-être une amorce physiologique ou un vestige de la disposition morphologique caractéristique de beaucoup d'Acéphales qui présentent, comme l'on sait, un siphon inspirateur et un siphon expirateur distincts [1]. (Voy. fig. 6.)

Au point de vue de la disposition du manteau, l'*Entovalva* se rapproche beaucoup de la *Montacuta* où l'on constate également la présence de papilles palléales, mais beaucoup moins développées. De plus, chez la *Montacuta*, le manteau ne recouvre pas la coquille. Il y a également chez cet Acéphale deux orifices palléaux seulement. (Voy. P. PELSENEER, *loco citato*.)

e. — MUSCULATURE.

La musculature n'a point été étudiée par MALARD, ni par VOELTZKOW chez l'*Entovalva mirabilis*. Il existe deux muscles adducteurs, l'antérieur

1. Ce cas est à rapprocher de celui des *Unios*, par exemple, où l'on voit aussi une sorte d'ébauche physiologique de l'appareil siphonal. Voy. R. ANTHONY : *Ann. des Sc. naturelles. Zoologie* **1905**. *Loco citato*.

étant le plus développé, fait en rapport avec la forme même de la coquille. Il y a également quatre rétracteurs du pied, deux antérieurs et deux postérieurs. L'impression palléale est totalement dépourvue de sinus comme chez la *Montacuta*. D'une façon générale, les impressions musculaires sont peu nettes sur les valves. (Voy. figures 7, 8. Planche II, fig. 2.)

f. — PIED.

Le pied est considérable, très puissant, égalant à peu près en longueur le reste du corps lorsqu'il est étendu ; à cet état, il est cordiforme. Il possède sur sa face inférieure une papille byssale et c'est, comme nous

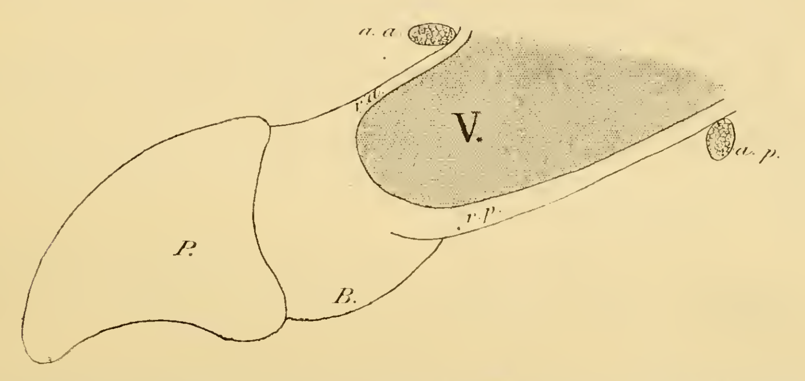


FIG. VIII. Figure schématique destinée à montrer les rapports des muscles. P, pied ; B, papille byssale ; *a. a*, muscle adducteur antérieur ; *a. p*, muscle adducteur postérieur ; *r. a*, muscle rétracteur antérieur du pied ; *r. p*, muscle rétracteur postérieur du pied ; V, masse viscérale, en grisé.

l'avons vu, par l'intermédiaire de cette papille que l'animal se fixe sur le corps de son hôte.

MALARD estime que l'*Entovalva Perrieri* dont le tube digestif serait, selon lui, très peu développé, « fait, suivant toute probabilité, servir à sa nutrition l'appareil byssogène et le système aquifère du pied ». Il me semble n'en n'être rien. L'examen des coupes ultérieures permettra seul, d'ailleurs, de trancher cette importante question.

Le pied est, comme chez l'*Entovalva mirabilis*, couvert de cils vibratils dont on voit très bien les mouvements lorsque l'animal est à sec.

g. — APPAREIL RESPIRATOIRE.

A. E. MALARD signale la présence d'une seule lame branchiale, fait très important que j'ai constaté aussi. On voit nettement les branchies de part et d'autre de la base du pied lorsque l'on considère l'animal par sa face ventrale.

L'*Entovalva mirabilis* aurait présenté la même disposition (VOELTZKOW, fig. 10, Pl. XLII) qui s'observe aussi chez la *Montacuta*. Ces animaux se rapprocheraient singulièrement de ce fait des *Lucinidae* ainsi que l'ont fait remarquer successivement A. E. MALARD et P. PELSENEER. La branchie est treillagée.

h. — APPAREIL DIGESTIF.

A. E. MALARD note la réduction du tube digestif et des palpes labiaux. Ces derniers sont en réalité très nets et bien développés, étant soudés par leurs bords postérieurs à la masse viscérale.

Quant à la réduction du tube digestif, pour se rendre compte si elle existe ou non, il faudra évidemment s'en référer à la méthode des coupes,

i. — ORGANES REPRODUCTEURS ET EMBRYONS.

Il m'a été impossible d'étudier les organes génitaux de l'*Entovalva Perrieri*, mais d'après VOELTZKOW, l'*Entovalva mirabilis serait* hermaphrodite, ainsi que la *Montacuta* (P. PELSENEER). J'ai simplement noté, comme A. E. MALARD, la pénétration de la glande génitale jusque dans la base du pied. (Voy. fig. 3.)

J'ai constaté aussi, comme VOELTZKOW, la faculté d'incubation, fait également signalé par MALARD. La cavité incubatrice est le large siphon développé en forme de cloche et fortement musculeux. Le même phénomène s'observe également chez la *Montacuta*.

Dans un séjour du 27 juillet au 6 août 1905 à Saint-Vaast-la-Hougue, j'ai recueilli souvent, le même jour, des exemplaires dont les glandes génitales étaient gonflées de produits génitaux et d'autres dont la cavité palléale postérieure était bourrée de larves [1].

Ces larves sont très voisines par leur aspect de celles de l'*Entovalva mirabilis* qu'a représentées VOELTZKOW.

Tout récemment, M. R. HERPIN [2] recueillit à Cherbourg, entre la plage des Bains et le fort des Flamands, sur des Synaptes appartenant vraisemblablement à l'espèce *Synapta Gallienei* HERAPATH, un mollusque long de 5 millimètres environ et surtout caractérisé par un appendice filiforme dépassant le corps de deux centimètres à peu près. Cet animal, dit l'auteur, a, avec une larve *Glochidium*, des analogies évidentes. Il est donc

1. Notamment un individu recueilli le 30 juillet 1905 : Ses glandes génitales ne paraissaient plus à la base du pied, mais la cavité incubatrice était bourrée d'un nombre très considérable d'embryons. En soumettant cet animal à l'action lente de la cocaïne, j'ai vu les branchies faire fortement saillie à l'ouverture palléale antérieure, de chaque côté du pied, et les embryons sourdre à travers les mailles de son treillage.

2. R. HERPIN : Un Mollusque énigmatique commensal des Synaptes. (*Bulletin de l'Institut océanographique* N° 302. 28 février 1915.)

probable, ajoute-t-il, que l'on est en présence d'une forme larvaire.

Peut-être l'organisme recueilli par M. Herpin est-il une larve d'*Entovalva* à un stade de développement autre que celui observé par Voeltzkow Malard et moi. Il est actuellement impossible d'être fixé à cet égard.

IV. Affinités

L'*Entovalva Perrieri* est infiniment voisine de l'*Entovalva mirabilis* de Voeltzkow, ainsi que l'avait nettement vu A. E. Malard.

Si on compare les caractères que nous connaissons de chacun de ces Acéphales, on voit que la principale différence consisterait sans doute en ce que chez l'*Entovalva Perrieri* la coquille n'est jamais complètement invaginée, alors qu'elle serait, au contraire, totalement recouverte par le lobe réfléchi du manteau chez l'*Entovalva mirabilis*. Il n'y a, en somme, là qu'un fait de degré probablement en rapport avec un commensalisme plus étroit dans l'espèce de Zanzibar, qui pénètre dans la portion antérieure du tube digestif de son hôte, que dans celle de la Hougue, qui ne vit qu'à la surface de son corps.

Peut-être aussi existe-t-il quelques rapports entre l'*Entovalva Perrieri* et cet autre Acéphale à coquille interne signalé, mais non décrit, par Semper [1] sur les Synaptes des Philippines.

Le genre *Entovalva* se rapproche d'autre part du genre *Montacuta* avec lequel il convient d'être groupé, ainsi que l'avait pensé P. Pelseneer [2]. Dans les deux genres, on note les caractères suivants, exceptionnels chez les Acéphales : la présence d'une seule lame branchiale, l'interne, l'existence de deux orifices palléaux seulement, l'allongement de la région antérieure de la coquille, l'hermaphrodisme (constatée par Voeltzkow chez l'*Entovalva mirabilis*) et l'incubation associés.

Ajoutons que les deux genres *Montacuta* et *Entovalva* sont également caractérisés par un pied très développé et byssifère, la présence de papilles palléales, l'identité presque parfaite du ligament fait sur lequel personne, je crois, n'avait encore attiré l'attention, enfin un genre de coloration très analogue.

L'*Entovalva* paraît n'être en somme qu'une *Montacuta* modifiée par le fait d'un commensalisme devenu plus étroit; semblent en rapport avec cette condition : une régression indiscutable de la coquille calcaire dont les

1. Semper : Reisen in den Philippinen. Holothurien. Vol. I, p. 99.
2. P. Pelseneer : *Loco citato*. Voir aussi Malard : *Loco citato*.

bords ne peuvent venir au contact au moment de la contraction des adducteurs, l'empiètement sur cette coquille des lobes palléaux réfléchis, la perte des dents de la charnière.

P. Pelseneer [1] rapproche de la *Montacuta* et de l'*Entovalva* la *Scioberetia australis* de F. Bernard [2] commensal d'un Oursin (*Tripylus*) du cap Horn et la *Jousseaumellia* de Bourne [3] commensal d'un Sipunculide (*Aspidosiphon*).

Ces animaux présenteraient comme la *Montacuta* et l'*Entovalva* deux orifices palléaux seulement, une coquille plus développée dans sa région antérieure que dans sa région postérieure, un pied byssifère, des branchies à une seule lame, l'hermaphrodisme et l'incubation.

N'ayant pu me procurer le mémoire de Bourne, il m'est impossible de donner une appréciation sur les affinités réelles de la *Jousseaumellia*.

En ce qui concerne la *Scioberetia*, il ne me paraît pas qu'on doive adopter, sans réserves du moins, l'opinion de P. Pelseneer [4]. Les caractères que présente cet Acéphale en commun avec la *Montacuta* et l'*Entovalva* pourraient fort bien être le fait d'une convergence adaptative (l'*Erycina*, par exemple, quoique possédant deux lames branchiales, n'aurait également d'après F. Bernard [5] que deux orifices palléaux). Ce qui, en tous cas, peut le faire penser, c'est que la coquille de la *Scioberetia* avec ses côtes rayonnées, la disposition particulière de la charnière à l'état jeune (dents taxodontes) [6], la position et la forme de son ligament, semble être d'un type très différent de celui qu'on observe chez la *Montacuta* et l'*Entovalva*.

P. Pelseneer réunit enfin les quatre genres *Montacuta*, *Entovalva*, *Scioberetia* et *Jousseaumellia* dans une famille particulière à laquelle il donne le nom de *Montacutidae* et qu'il rattache au groupe des *Lucinacea*.

Son principal argument est la présence d'une seule lame branchiale, l'interne. Il est d'une incontestable valeur, mais ne me paraît point suffire pour trancher la question d'une façon définitive.

1. P. Pelseneer : *Loco citato*.
2. F. Bernard : *Scioberetia australis*. Type nouveau de Lamellibranche. (*Bull. Scientif. de la France et de la Belgique* 1895.)
3. G. C. Bourne : On Jousseaumellia. (*Report on Pearl-Oyster Fisheries*, 1906.)
4. P. Pelseneer : *Loco citato*.
5. F. Bernard : *Loco citato*.
6. Il y aurait lieu de rechercher si les jeunes coquilles de *Montacuta* et d'*Entovalva* possèdent aussi des dents taxodontes qui disparaîtraient à l'âge adulte comme chez la Scioberetia. C'est, *a priori*, peu probable, une telle disdosition étant, en réalité, l'apanage de formes très particulières : Voir à ce sujet F. Bernard : *Loco citato*, p. 380.

On sait, en effet, d'une part, que la présence d'une seule lame branchiale qui caractérise les Lucines n'est pas un caractère général des *Lucinidae* ; d'autre part, on peut toujours penser que la régression de la lame branchiale a pu se produire à la fois et sous l'influence de facteurs identiques dans deux groupes différents. D'ailleurs, sans parler de la forme du pied qui peut être due dans le genre *Entovalva* à une adaptation secondaire, sans parler non plus de la position spéciale qui existe chez la Lucine de l'attache de l'adducteur antérieur par rapport à celle des muscles du manteau, on doit noter que le ligament des *Montacuta* et des *Entovalva* paraît assez différent de celui des Lucines. Cet argument a aussi une importance indéniable.

Il me semble qu'une telle question ne pourra être définitivement tranchée que lorsque l'anatomie de la *Montacuta*, celle des *Lucinidæ*, celle aussi des nombreuses formes d'Acéphales à ligament interne seront mieux connues [1].

Résumé et Conclusions

I. La *Synapticola Perrieri* Malard. commensal de la *Synapta inhærens* Muller, doit être dénommée *Entovalva Perrieri* Malard (P. Pelseneer).

II. Elle vit solidement fixée sur son hôte principalement dans la région postérieure du corps (Malard). Sable vaseux et caillouteux, dans la zone du balancement des marées entre Saint-Vaast-la-Hougue et l'île Tatihou. Détachée de la Synapte, l'*Entovalva* progresse en euthétisme abdominothétique en rampant sur son pied très développé.

III. Caractères morphologiques.

1° Principaux caractères constatés par Malard et dont j'ai contrôlé la présence.

Coquille : petite, mince, baillante, tachée de rouille, présentant seulement des stries d'accroissement, équivalve, à région antérieure plus développée que la postérieure, incomplètement recouverte par le manteau.

Manteau : à lobes réfléchis recouvrant incomplètement la coquille. Deux orifices seulement, dont l'un, antérieur, est l'orifice pédieux et dont l'autre, postérieur, est à l'extrémité d'un siphon développé en cloche. Papilles palléales très développées.

Pied : considérable, cordiforme, muni d'une forte papille byssale qui

1. Pour adopter l'opinion de P. Pelseneer il faudrait, en effet, avoir établi qu'il est possible de ramener la disposition du ligament chez la Montacuta à celle que l'on constate chez les Lucines.

constitue l'organe de fixation, contenant à sa base des prolongements de la glande génitale.

Branchies : treillagées, constituées d'une seule lame.

Appareil génital : faculté d'incubation, la cavité incubatrice étant constituée par la chambre palléale postérieure.

2° Principaux caractères constatés au cours de mes propres recherches.

Coquille : Prodissoconque nettement visible. Absence de dents.

Ligament : Sa portion élastique est interne, s'insérant suivant une ligne oblique en arrière et ne dépassant pas dans les exemplaires examinés les limites de la prodissoconque.

Appareil musculaire : Deux adducteurs, deux rétracteurs antérieurs et deux rétracteurs postérieurs du pied. Ligne palléale dépourvue de sinus.

Appareil digestif : Palpes labiaux très nets, soudés par leur bord postérieur à la masse viscérale.

IV. Affinités. L'*Entovalva Perrieri* paraît être, autant qu'on en peut juger d'après la description très incomplète de Voeltzkow, sensiblement identique à l'*Entovalva mirabilis* de cet auteur (A. E. Malard). La principale différence, peut-être la seule, consisterait en un recouvrement moins complet de la coquille, ce qui peut être attribué à un degré moindre de commensalisme. Le genre *Entovalva* est très voisin du genre *Montacuta* (A. E. Malard et P. Pelseneer). On retrouve dans les deux cas la même forme de coquille avec la même coloration, la même disposition du ligament (R. Anthony), les mêmes papilles sur le manteau, deux orifices palléaux, une branchie treillagée à une seule lame. Les seules différences existantes paraissent dues à des degrés différents de commensalisme.

En raison des caractères particuliers que présentent la coquille et le ligament de la *Scioberetia australis* de F. Bernard, il ne me semble pas certain que l'on doive, à l'exemple de P. Pelseneer rapprocher cette dernière de l'*Entovalva* et de la *Montacuta*. Peut-être sommes-nous en présence de simples faits de convergence adaptative.

Enfin, il ne paraît pas certain non plus que l'*Entovalva* et la *Montacuta* doivent être rattachées sans réserves au groupe des *Lucinacea* qui est encore assez mal connu au point de vue de l'anatomie.

25 Septembre 1915.

LÉGENDE DES PLANCHES

Planche VI

Vues stéréoscopiques d'un exemplaire d'*Entovalva Perrieri* conservé à l'alcool (grossi 7 fois environ).
Fig. 1-1' Face latérale droite.
Fig. 2-2' Face latérale gauche.
Fig. 3-3' Face dorsale.
Fig. 4-4' Face ventrale.

Planche VII

Fig. 1 *Entovalva Perrieri* à l'état d'extension incomplète. Vue dorsale. — S, siphon ; P, pied.
Fig. 2 Le pied et ses muscles chez l'*Entovalva Perrieri*. Vue ventrale. — P pied proprement dit ; *p. b*, papille byssale ; *r. a*, muscle rétracteur antérieur ; *r. p*, muscle rétracteur postérieur.
Fig. 3. Valves de la coquille de l'*Entovalva Perrieri*. Vue intérieure ; *a*, extrémité antérieure ; *p*, extrémité postérieure ; *l*, ligament.

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
Tome 55, p. 393 à 415.
7 Février 1916

SUR LA VIVIPARITÉ CHEZ LES DIPTÈRES ET SUR LES LARVES DE DIPTÈRES VIVIPARES

PAR

D. KEILIN

La viviparité chez les Diptères n'est pas un phénomène rare, localisé dans le petit groupe de Pupipares. Au contraire, on connaît maintenant un nombre considérable de Diptères vivipares, répartis dans des familles différentes. Et ce qui est important, la viviparité ne se présente pas chez tous les Diptères sous la même forme, son évolution n'a pas probablement suivi la même marche, ni été provoquée par les mêmes causes dans toutes ces familles.

Il importe tout d'abord de restreindre le terme *vivipare* aux espèces qui le sont constamment et d'en exclure celles qui, étant normalement ovipares, subissent sous l'action de certains facteurs une rétention de la ponte aboutissant à la naissance d'une ou plusieurs larves. Ces cas, connus depuis longtemps, ont été observés par LOWNE (1895) chez les *Calliphora*, par ROUBAUD (1909 *b*) chez les *Pycnosoma*, par GUYÉNOT (1913) chez les *Drosophila*. Pour ma part, j'ai pu l'observer plusieurs fois chez des *Aphiochaeta*, *Phora*, *Calliphora* et *Musca*, pris dans la nature et conservés dans un bocal vide.

Quant aux Diptères constamment vivipares, on peut les répartir en deux grands groupes :

I. Ceux qui incubent seulement pendant la phase embryonnaire, c'est-à-dire dont les larves ne sont jamais nourries dans l'utérus. Ce sont

plutôt des ovo-vivipares ou des ovo-larvipares pondant des œufs mûrs ou les larves qui viennent d'éclore.

II. Ceux qui, outre la phase embryonnaire, incubent encore la larve ; c'est-à-dire les formes chez lesquelles les larves écloses sont nourries dans l'utérus maternel grâce à certaines dispositions spéciales.

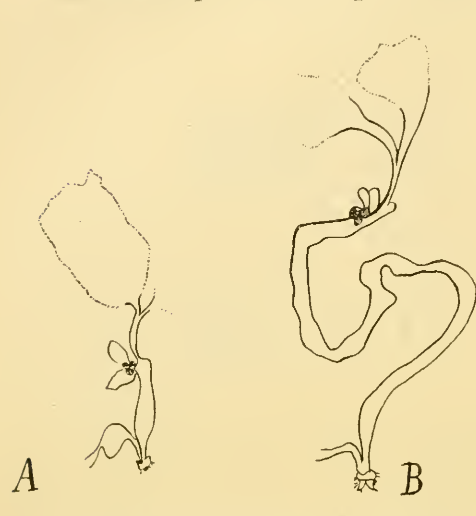


Fig. I. Appareil génital femelle de *Bigonichæta setipennis* : *A*, au deuxième jour avant la descente des œufs ; *B*, en pleine période de descente. X. 8 (d'après Pantel).

1er Groupe. — Dans le premier groupe on peut établir encore plusieurs subdivisions :

a. — Parmi les Tachinaires et les Dexiides, on connaît un grand nombre de formes vivipares ou plutôt ovo-larvipares (groupe IV à VII de Pantel.) En rapport avec cette larviparité, la femelle présente certaines modifications dans la forme de son appareil génital : l'utérus, par exemple, augmente beaucoup de taille pendant la gestation (fig. I et II). Cette larviparité, comme la grande prolificité (fig. 2 *a* et *b*) de ces espèces, et la petitesse des œufs sont étroitement liés à la vie parasitaire des larves. Les larves primaires qui sont pondues quelque temps avant leur éclosion ou au moment de leur éclosion sur l'hôte, à son passage, ou sur sa nourriture, ne sont jamais nourries par leur mère ; elles ne présentent aucun caractère anatomique en rapport avec la vie intrautérine ; par contre, certaines de leurs particularités anatomiques sont étroitement liées à la façon dont elles infectent leur hôte.

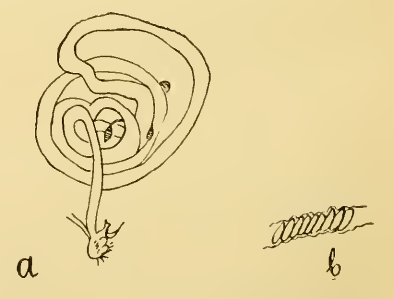


Fig. II. *a* L'utérus incubateur, à l'état de gravidité chez *Vibrissina demissa* Rnd. ; *b*, portion du même utérus plus grossi avec les œufs disposés en une seule série (d'après Pantel).

b. — Toutes les formes des Sarcophagides sont vivipares. Mais, dans la plupart des cas, leurs œufs sont assez grands ; les larves sont robustes, mais en nombre restreint. Ainsi, pour le genre *Sarcophaga*, dont les larves

sont saprophages, le nombre des œufs ou larves mûres à la fois, varie, d'après PORTCHINSKY (1892), entre 40 et 80. Pourtant, il existe, parmi les Sarcophagides, deux cas qui s'écartent de cette moyenne. Ainsi, chez *Onesia*, qui est parasite, le nombre des germes est plus considérable (250) et, à ce point de vue, elle se rapproche plutôt du groupe *a*. Chez *Theria muscaria* Mg., par contre, le nombre des germes est très réduit (fig. III *B*.);

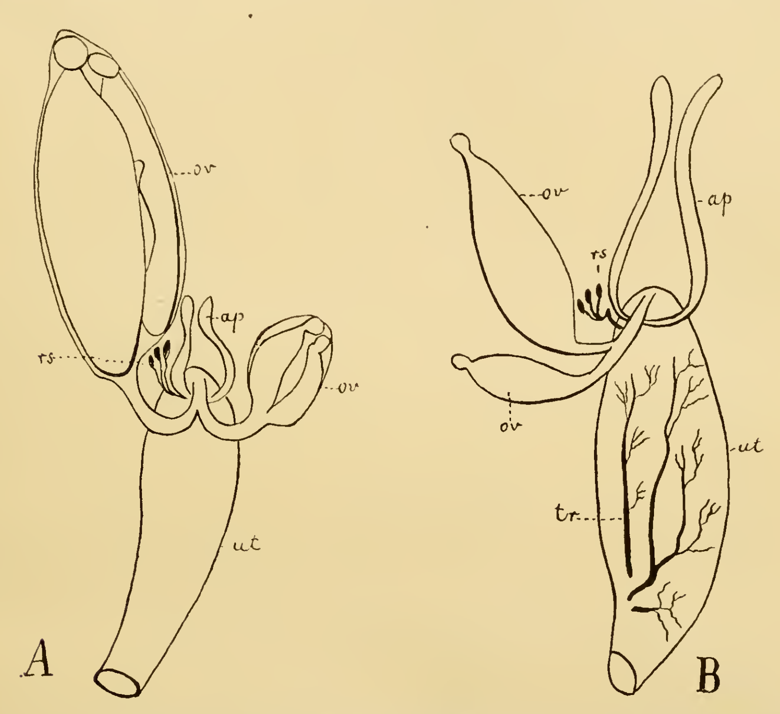


FIG. III. *A*. Appareil génital de la femelle de *Mesembrina meridiana*; *B*, de la femelle de *Theria muscaria* : *ov*-ovaire, *ap*-glande accessoire ; *rs*-réceptacle séminales ; *ut*-utérus ; *tr*-trachées (d'après CHOLODKOVSKY).

il n'y a qu'un seul œuf énorme, qui donne une très grande larve. Ce genre de viviparité fait le passage au groupe suivant : Les larves du groupe *b* comme celles du groupe précédent ne sont jamais nourries dans l'utérus de leur mère et elles ne présentent aucun caractère adaptatif en rapport. Toutes ces larves éclosent au stade I et leurs caractères varient avec leur mode de vie après la ponte. On pourrait peut être ajouter à ce groupe les formes vivipares comme *Oestrus ovis* et *Gastrophilus nasalis*.

c. — Les formes vivipares de ce groupe se caractérisent par un nombre de germes très restreint et par la taille considérable des œufs. On doit

placer ici les représentants de différents Anthomyides, dont la viviparité a été découverte par PORTCHINSKY (1892). Ce sont : *Mesembrina meridiana* L. (A fig. III) *Hylemyia strigosa* F., *H. variata* Fall. *Hydrophoria dirisa* Mg., *Musca larvipara* Portchinsky et *Dasyphora pratorum* Mg. On doit y ajouter la *Mesembrina mystacea* et *Theria muscaria*. Mg.

Toutes ces formes n'ont qu'un seul œuf mûr à la fois. Mais cet œuf est de taille considérable. Il mesure 4 mm. 1/2 chez *Mesembrina meridiana*, 5 mm. chez le *M. mystacea*, 2 mm. 1/4 chez *Hylemyia strigosa* qui est une petite mouche. Les larves écloses et pondues, qui sont robustes et de grande taille, ne contractent jamais aucun rapport nutritif avec l'utérus de leur mère ; HOLMGREN (1904) suppose à tort que l'oviducte impair de *Mesembrina meridiana* présente 3 papilles lactogènes, de façon que la larve serait nourrie dans l'utérus, à la manière des larves des Pupipares ; il est plus que probable, comme l'a déjà remarqué CHOLODKOVSKY (1908), qu'il s'agit plutôt d'une papille rectale avoisinant l'utérus et que HOLMGREN aura prise pour une papille lactogène.

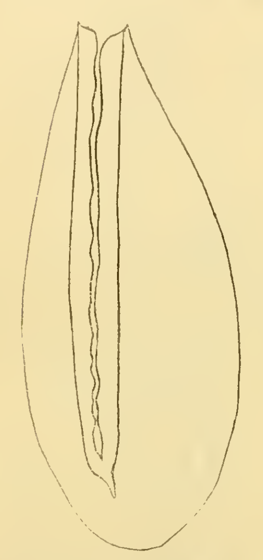


FIG. IV. Œuf de *Pollenia rudis*, montrant le sillon-pneumatique.

D'ailleurs, la larve de *Mesembrina* se forme complètement dans l'œuf et éclot au moment de la ponte ou même quelquefois après la ponte. C'est une espèce ovi-larvipare.

L'interprétation que CHOLODKOVSKY donne du sillon médian de l'œuf de *Mesembrina* me semble aussi inexacte. D'après lui, ce serait une sorte d'invagination, entourée par la partie très perméable du chorion et elle emprisonnerait une crête de la paroi ovarienne à cellules cylindriques formant un système nourricier particulier, qu'il a appelé *placenta ovarica*. Or, un sillon de ce genre existe sur les œufs de *Pollenia* (fig. IV) et chez un grand nombre des larves de Diptères cyclorhaphes ovipares. CHOLODKOWSKY lui-même remarque l'homologie de ce sillon avec celui de l'œuf de l'*Anthomyia radica*, qui est un Diptère parfaitement ovipare. Il est incontestable qu'il s'agit plutôt ici d'une formation pneumatique du chorion, connue depuis fort longtemps et si bien étudiée tout dernièrement par PANTEL (1912). L'œuf de la larve de *Mesembrina*, comme celui de tous les autres Diptères, se nourrit donc uniquement aux dépens

des cellules nourricières et la grande taille de la larve de *Mesembrina*, *Hydrophoria* et *Hylemyia*, au moment de la ponte est uniquement la conséquence des grandes dimensions des œufs de ces Diptères.

Quant à la morphologie de ces larves, on ne voit, ici non plus, aucun caractère anatomique en rapport avec la vie intrautérine.

Pourtant les grandes dimensions des œufs des Diptères de ce groupe influent sur leur cycle évolutif larvaire. En effet, les larves de *Mesembrina meridiana* et *Hylemyia strigosa*, extraites d'œufs qui étaient encore dans l'utérus, m'ont montré un état déjà très avancé du développement larvaire. Sous le chorion de l'œuf ces larves subissent déjà un commencement de mue : sous la peau du stade I, on voit déjà, chez la larve de *Hylemyia strigosa*, les stigmates du stade II, ainsi que l'armature buccopharyngienne de ce stade (fig. VIII). Immédiatement après l'éclosion, avant que la larve commence à se nourrir, elle subit une mue et passe au stade II. Le stade I n'a donc qu'une durée éphémère. La constatation de cette influence de la grande quantité de réserves sur l'évolution larvaire est particulièrement intéressante pour l'étude de certains Diptères aberrants et nous reviendrons encore plus loin sur ce sujet.

Deux Diptères de ce groupe, *Musca larvipara* Portchinsky et *Dasyphora pratorum* Mg. méritent d'être considérés à part, parce qu'ils font la transition vers le IIe groupe de vivipares, vivipares vrais, à incubation larvaire complète. Ces deux Diptères ont été étudiés récemment par PORTCHINSKY (1910). Voici les résultats de ces observations :

Musca larvipara Portchinsky est répandue dans les régions Est et Sud-Est de la Russie. On trouve dans l'utérus de cette mouche un seul œuf de grandes dimensions ; il a, en effet 2 mm. 3/4. La larve qui éclot est au stade I, mais, à travers la peau, on voit déjà les stigmates du stade suivant. « Pendant toute la durée du stade I, la larve se trouve dans l'utérus de la mère et elle y atteint 3 mm. 1/3 de longueur. Ensuite cette larve est déposée dans les excréments, arrivant au monde au stade suivant II. » Il est difficile, en lisant le travail de PORTCHINSKY de se rendre compte si la dimension de 3 mm. 1/3, atteinte par la larve primaire de *M. larvipara*, résulte de la nutrition intrautérine, ou tout simplement de son extension après l'éclosion. Au stade primaire, la larve présente sur sa peau une série de crochets, sauf sur les quatre derniers segments. Les crochets latéraux de l'armature buccale manquent, d'après PORTCHINSKY, aux stades I et II. L'évolution de *M. larvipara* exige encore une étude

plus détaillée ; mais je crois voir, d'après la description très courte de Portchinsky, que la larve de cette mouche ne contracte aucun rapport avec l'utérus et ne présente pas de caractères morphologiques en rapport avec la nutrition intrautérine.

Dasyphora pratorum Mg. — L'œuf de cette mouche mesure 2 mm. 1/2. La larve éclose reste dans l'utérus et s'y accroît ; elle atteint 2 mm. 3/4, subit une mue et passe au stade II. Elle reste encore dans l'utérus et s'accroît jusqu'à atteindre 6 mm. de longueur, puis subit la deuxième mue, passe au stade III et, à ce moment, elle est pondue dans des excréments de bêtes à cornes où elle se nourrit quelque temps et se transforme en pupe. On voit que les larves de cette mouche qui éclosent aussi de grands œufs, restent dans l'utérus, s'y accroissent et subissent deux mues ; si cette observation de Portchinsky est exacte, elles se nourrissent donc dans l'utérus. Malheureusement nous ne trouvons, chez Portchinsky, aucun renseignement sur les rapports de la larve avec l'utérus. Quant à la morphologie larvaire de *Dasyphora*, nous ne sommes pas plus heureux ; les seuls renseignements que nous trouvions chez Portchinsky est que la peau larvaire est glabre, que les crochets latéraux manquent aux stades I et II et qu'au stade II la larve présente une spécialisation de la lèvre inférieure, sous forme d'une saillie parsemée de petits crochets ; mais la figure et la description ne sont pas suffisamment détaillées et claires pour qu'on puisse bien se rendre compte de cette formation.

2e Groupe. — *Larves qui passent toute leur vie dans l'utérus maternel.*

Dans ce groupe, il y a deux cas à considérer :

a. — Les formes larvipares comme *Glossina.*

b. — Les Pupipares, comme *Hippobosca*, *Melophagus*, *Ornithomyia.*

Mais comme la différence qui sépare ces deux groupes est insignifiante, au point de vue physiologique, nous les étudierons ensemble.

C'est incontestablement le seul groupe, parmi les Diptères vivipares, dont les larves présentent des modifications nettes, en rapport avec la vie intrautérine.

Les premiers travaux concernant les rapports nutritifs de la larve et de l'insecte adulte, ainsi que les premières données précises sur l'anatomie des larves de ce groupe sont dues à Leuckart (1858) et Pratt (1892). C'est aux travaux de ces auteurs qui ont porté sur le *Melophagus ovinus*, et surtout à celui de Pratt, que nous devons un bon nombre de renseignements d'une grande importance comme les suivants : 1° les larves de

Melophagus sont analogues à celles des autres Diptères cyclorhaphes ; 2° elles passent par trois stades larvaires, séparés par deux mues ; 3° elles sont métapneustiques ; l'appareil respiratoire est normalement développé ; 4° l'intestin moyen est transformé en un sac qui remplit presque toute la cavité du corps ; 5° il ne communique pas avec l'intestin postérieur ; 6° les glandes salivaires manquent ; 7° la larve se nourrit aux dépens d'une substance sécrétée par les glandes accessoires qui débouchent dans l'utérus, à côté de l'orifice buccal de la larve. J'ajouterai, en passant,

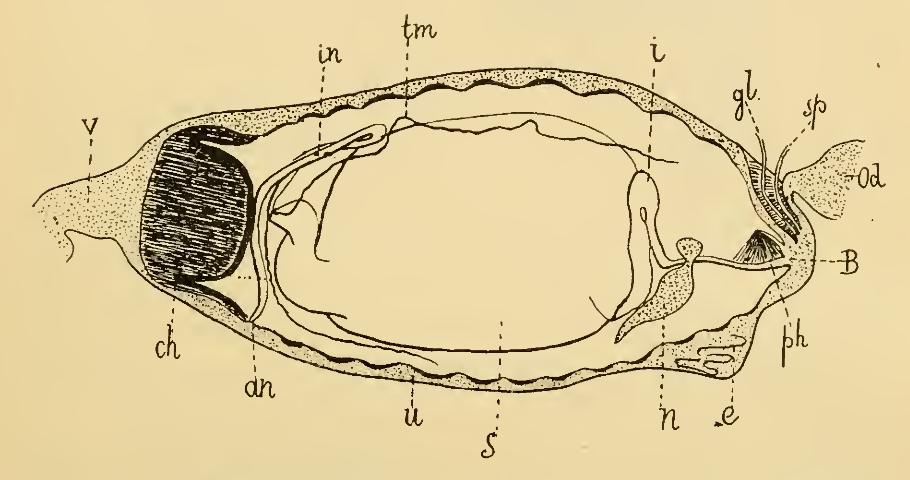


FIG. V. Larve de *Glossina palpalis* dans l'utérus de la mère : *an*-anus de la larve ; *B*-bouche de la larve ; *ch*-chitine des plaques stigmatiques ; *e*, la peau des mues larvaires ; *gl*-canal des glandes accessoires qui débouche au sommet de la tétine ; *i*-partie antérieure tubuleuse de l'intestin moyen ; *in*-intestin postérieur *n*-système nerveux central de la larve ; *od*-oviducte de la femelle de *Glossina*; *ph*-pharynx de la larve ; *s*-partie de l'intestin moyen élargie en estomac; *sp*-canal de spermatiques ; *tm* tube de Malpighi *v*-vagin (d'après ROUBAUD).

que PRATT a aussi montré que les ailes et les balanciers, qui manquent chez l'adulte, ont, chez la larve, leurs disques imaginaux assez bien développés.

Quant à la *Glossina*, nous devons à D. BRUCE (1896) la découverte de sa viviparité. Mais c'est à MINCHIN (1905) et STUHLMANN (1907) que revient le mérite de préciser l'anatomie de l'appareil génital ainsi que de la découverte du rapport nutritif entre la larve et sa mère. Ces auteurs ont constaté, en effet, que la nutrition de la larve de *Glossina* se fait de la même façon que celle de larves des Diptères pupipares c'est-à-dire au dépens des substances secrétées par les glandes accessoires transformées en glandes nourricières.

En 1909, paraît le travail intéressant de ROUBAUD sur la biologie et

l'adaptation larvaire de *Glossina palpalis* ; il étudie avec beaucoup de détails, l'évolution larvaire et les conditions de la viviparité de cette mouche. D'après ROUBAUD, la larve éclôt dans l'utérus, ayant 2 mm. de longueur ; *elle s'y développe, en passant, comme la plupart des larves de Diptères cyclorhaphes, par trois stades larvaires séparés par deux mues.* Il a aussi montré que *la larve appartient au type de Diptères cyclorhaphes,* qu'elle est métapneustique et présente une série d'adaptations, de tous points comparables à celles des larves de Diptères Pupipares étudiées par LEUCKART et PRATT. Ces caractères de convergence portent, d'après ROUBAUD, surtout sur l'appareil digestif « qui est caractérisé par les trois types de modifications suivantes ».

« 1° L'absence complète des glandes digestives annexes. Les glandes salivaires, en particulier, qui sont si remarquablement développées chez l'adulte, font absolument défaut chez la larve.

2° Par la transformation du pharynx en un organe tout à fait spécial, et de l'intestin moyen en un réservoir nutritif clos, en un véritable estomac d'accumulation, dont l'épithélium digestif semble avoir acquis lui-même le caractère d'un tissu de réserve.

3° Par la réduction de l'intestin postérieur au rôle exclusif d'organe d'accumulation des liquides excrétés par les tubes de Malpighi. »

Quant au mode de nutrition, ROUBAUD a constaté que « la bouche de la larve étant appliquée contre la papille qui porte l'orifice des glandes nourricières, ces mouvements permettront une véritable tétée de la sécrétion. » (Fig. V.)

En rapprochant ces résultats sur les larves de *Glossina* de ceux de PRATT sur *Melophagus,* ROUBAUD a conclu que la similitude de caractères larvaires de ces formes est un fait de pure convergence, dû aux conditions de vie analogues.

Pour ma part, j'ai pu étudier les larves de *Glossina palpalis* [1] et celles de deux Pupipares *Melophagus ovinus* et *Hippobosca equina* et j'ai pu confirmer l'existence de caractères de convergence entre ces larves, tels qu'ils ont été observés par ROUBAUD. Mais pour le pharynx, je ne peux pas admettre, avec ROUBAUD, que c'est un « organe tout à fait spécial » adapté à la vie intrautérine et très différent de celui des autres larves de Diptères. Au contraire, le pharynx de ces larves, comme j'ai pu le voir, est construit sur le même type que celui de toutes les larves de

1. Je dois ces larves intéressantes à l'amabilité de M. Roubaud.

Diptères cyclorhaphes. Ce qui est intéressant chez ces larves, c'est que de toute l'armature buccopharyngienne, il ne reste que la pièce basilaire ou pharyngienne ; quant aux pièces buccales proprement dites et à la pièce intermédiaire ou en H, elles manquent complètement. Et cette réduction de l'armature buccopharyngienne à la pièce basilaire, réduction qui est incontestablement en rapport avec le mode de vie de ces larves (immobilité presque complète et nourriture liquide), n'est pas sans homologie avec celle qu'on trouve chez certaines larves parasites. En effet, la larve aux stades II et III de *Thrixion halidayanum*, est, comme Pantel l'a montré, complètement dépourvue de pièces buccales et même la pièce basilaire est très peu chitinisée. De même chez la larve aux deux derniers stades de l'Hypoderme, l'armature pharyngienne (fig. VII) est aussi réduite à sa pièce basilaire faiblement chitinisée. Enfin, tout récemment, une structure analogue de l'armature buccale a été constatée par Thompson et moi (1915) chez des larves primaires de Pipunculides (*Ateleneura spuria*) parasites des Homoptères.

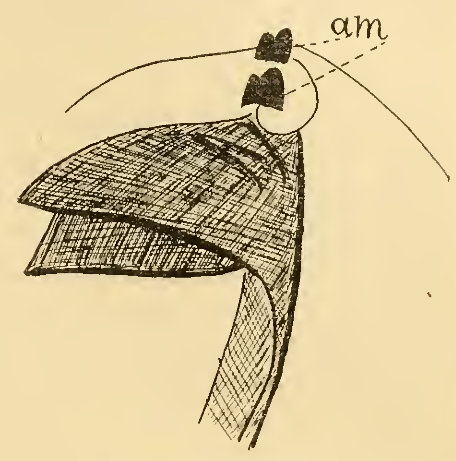


Fig. vi. Armature buccopharyngienne de la larve de *Glossina palpalis*, vue de côté ; *am* : complex antenno-maxillaire.

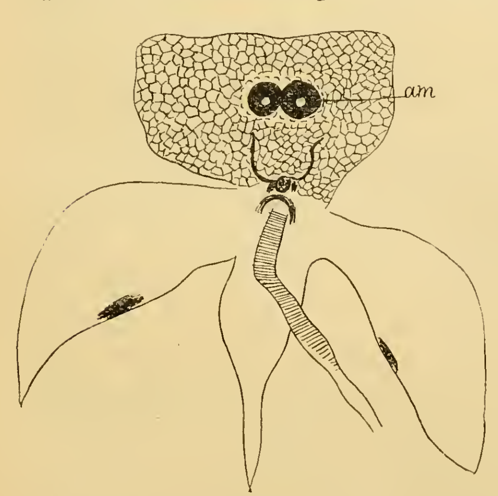


Fig. vii. Armature buccopharyngienne de la larve d'*Hypoderma bovis*. St. III, vu par sa face ventrale ; *am* : complexe antenno-maxillaire.

Cette analogie de structure entre les larves vivipares et certaines larves parasites n'a rien d'étonnant, vu la grande ressemblance dans les conditions de vie de ces deux groupes éthologiques. La mobilité réduite, la nourriture liquide et assimilable sont autant de caractères communs dans ces deux modes de vie.

Il est à remarquer encore un point particulier de ressemblance entre les larves de *Glossina* et d'*Hypoderma*. Toutes les deux, n'ayant pas de pièces buccales, présentent néanmoins, à l'extrémité antérieure de leur tête, en avant de la bouche, une paire d'organes très fortement chitinisés et de couleur presque noire (*am* fig. VI et VII). Ces organes, qui, par leur forte chitinisation, tranchent bien sur le reste de la tête, molle et rétractile, peuvent naturellement jouer le rôle de crochets buccaux, soit dans l'accrochage contre les aspérités, soit dans la progression de la larve, soit enfin dans la protection de l'orifice buccal. Mais, ce qui est intéressant, c'est que ces organes ne sont autre chose que les complexes sensitifs antenno-maxillaires devenus saillants, et dont les parois ont subi une forte chitinisation. Ce fait n'est pas sans analogie avec la forte chitinisation du palpe maxillaire chez les larves phytophages.

Par tout ce qui précède, on voit que les larves des Diptères vivipares sont bâties sur le type général des larves de Cyclorhaphes ; comme ces dernières, elles passent aussi par 3 stades séparés par deux mues. Toutes ces larves peuvent être divisées en deux groupes : 1° celles qui ne passent pas par l'incubation nutritive intrautérine, ces larves ne présentent pas de caractères spéciaux en rapport avec la vie intrautérine ; 2° celles qui passent par l'incubation nutritive intrautérine ; ces larves présentent un certain nombre de caractères modifiés, en rapport avec ce mode de vie. Les modifications portent surtout sur : *a* l'appareil buccopharyngien qui est réduit à la pièce basilaire (caractère de convergence avec certaines larves parasites) ; *b* sur l'appareil digestif, par disparition des glandes salivaires, transformation de l'intestin moyen en sac, qui ne communique pas avec l'intestin postérieur et enfin *c* sur l'appareil respiratoire qui est métapneustique aux trois stades.



En ce qui concerne l'origine et le déterminisme de la viviparité chez les Diptères, nous sommes actuellement en présence de deux hypothèses celles de PORTCHINSKY (1910) et de ROUBAUD (1909).

Le point de départ de l'hypothèse de PORTCHINSKY est sa découverte de plusieurs formes vivipares parmi les Diptères à larves coprophages. Les excréments des animaux où vivent ces larves est un milieu tout particulier : il est très limité en masse et de très faible conservation. Il est rapidement modifié ou détruit soit par action des différents facteurs atmosphériques (rayons de soleil, vent, etc...) soit par

les différents animaux qui le peuplent. Parmi ces derniers, à côté d'un grand nombre de Diptères, on peut citer toute une faune de Coléoptères qui, à l'état adulte ou larvaire, contribuent beaucoup à la destruction de ce milieu.

Il résulte de tout cela que la concurrence vitale entre les formes coprophages est des plus fortes. Cette lutte pour l'existence se traduit d'après Portchinsky par trois sortes d'adaptations. Pour persister, les espèces de Diptères coprophages évoluent soit vers les formes omnivores comme *Musca domestica* L. *Muscina stabulans*, *Hydrothea dentipes*, *Stomoxys* et autres (qui peuvent vivre au dépens de toutes sortes de matières en décomposition), soit vers les formes carnivores comme *Polyctes albolineata*, *Myospila meditabunda* ou *Mydaea ancila* et en partie *Mesembrina meridiana*. Enfin les espèces très prolifiques qui disséminent à profusion leurs germes dont une partie meurt de faim, tandis que l'autre est mangée par les larves carnivores, s'éliminent de plus en plus et cèdent leur place aux formes peu prolifiques qui ne pondent qu'un seul œuf, mais de taille considérable ; de cet œuf éclôt une larve grande, robuste, qui avec moins de nourriture peut achever son cycle larvaire. Et c'est dans ce dernier groupe que Portchinsky a trouvé toute une série de transitions entre les formes ovi-larvipares, comme *Mesembrina*, et les formes nettement vivipares, comme *Dasyphora*, passant par les intermédiaires comme *Hylemyia Hydrophoria* et *Musca larvipara*.

Les espèces qui retenaient leurs larves le plus longtemps en les nourrissant dans l'utérus, les espèces qui ne laissaient aux larves que le minimum de temps de la vie libre coprophage, avaient, d'après Portchinsky plus de chance de persister, surtout dans les régions méridionales où la concurrence vitale est très forte — c'est le cas de *Dasyphora pratorum*. Cette espèce qui, comme nous l'avons vu plus haut, dépose dans les excréments de larves au stade III fait, d'après Portchinsky, le passage vers les formes vivipares complètes, comme *Glossina* ou les Pupipares. Quant à la viviparité de ces derniers il la considère comme le terme ultime du même phénomène dont le commencement est constaté chez les *Mesembrina*, *Hylemyia* et autres, et il suppose que les Glossines et Pupipares étaient dans le temps ou proviennent de Diptères à larves coprophages, comme *Stomoxys*, *Liperosia* ou *Hœmatobia*.

Toute séduisante qu'elle soit, cette explication n'est qu'illusoire, elle ne nous explique pas l'origine de la viviparité — les causes primaires

de ce phénomène. Elle nous donne seulement quelques indications su· les facteurs qui ont pu intervenir pour préserver les formes vivipares une fois qu'elles ont apparu. Et encore ces facteurs secondaires, dits facteurs de sélection, peuvent être souvent employés pour expliquer en même temps les phénomènes de sens contraires. Parce que dire, par exemple, que la grande prolificité de l'espèce lui permet de résister mieux dans la forte concurrence vitale n'est pas moins exact que de dire avec PORTCHINSKY que dans la même lutte pour l'existence les espèces prolifiques disséminant leurs germes, cèdent la place aux espèces peu prolifiques, mais incubant leurs larves dans l'utérus.

La première et unique explication scientifique de l'origine de la viviparité, explication où ont été recherchées les causes primaires de ce phénomène, est due à ROUBAUD. Dans son explication, il se base sur une série d'exemples, tirés, tantôt des Diptères, tantôt des autres Insectes ou enfin d'autres groupes zoologiques. Voici la marche de son raisonnement et la série des faits qui lui ont servi de base pour sa théorie :

1. Des recherches de KYBER (1815) et BALBIANI (1857) sur les Pucerons, il ressort que la viviparité de ces Insectes dépend d'une température élevée et d'une nourriture abondante.

2. Les Coléoptères de la famille des Staphylinides, ainsi que les Diptères termitophiles sont vivipares ; or, les conditions essentielles de la vie dans les termitières, c'est une température élevée régulière et une nourriture abondante.

3. *Chloeopsis diptera,* Ephéméride (cité dans le travail sur la poecilogonie de GIARD 1904) est ovipare dans le nord de la France et en Allemagne ; il est vivipare dans le midi de la France et Italie.

4. *Musca corvina,* d'après PORTCHINSKY, est ovipare et pond plusieurs œufs dans le nord de la Russie ; elle est vivipare et pond une grosse larve, au sud de la Russie ; cette mouche, si elle n'est pas suceuse dans le vrai sens de ce mot a néanmoins l'habitude de se poser sur les plaies des chevaux et de sucer les gouttelettes de sang.

5. Les Diptères pupipares et vivipares complets, comme *Glossina palpalis,* connus jusqu'à présent appartiennent tous aux Diptères piqueurs, dont la vie se caractérise par une température élevée et une nourriture assimilable, (sang des Mammifères).

Après avoir examiné ces faits, ROUBAUD conclut que « ces transformations (pupiparité et viviparité complètes) sont sous la dépendance d'un régime alimentaire très riche et d'une température élevée, qui favo-

rise l'activité physiologique générale des Mouches ». Pourtant, plus loin, en examinant la manifestation de la viviparité dans d'autres groupes animaux, il dit qu'elle est loin de subir la même règle, qu'il y a des cas où le même facteur, la température par exemple, agit de la façon absolument inverse c'est le cas de la plupart des animaux marins Echinodermes, Coelentérés, etc...

Mais, faisons abstraction de ces exceptions qui se présentent dans d'autres groupes zoologiques et demandons-nous jusqu'à quel point la généralisation énoncée plus haut par ROUBAUD est exacte pour les Insectes et, en particulier, pour les Diptères. C'est aux exemples cités précédemment par ROUBAUD que nous devons revenir.

1. Les données acquises pour les Pucerons sont compliquées par le fait de la parthénogénèse ; d'autre part, ces Insectes sont amétaboles et la viviparité est sans incubation larvaire, c'est une ovo-viviparité, de façon que cet exemple ne touche notre question que de fort loin.

2. Le fait que les Staphylinides et les Diptères termitophiles sont vivipares, ne nous donne aucune indication sur l'origine de la viviparité, car des Coléoptères vivipares, sont connus en dehors des Termitières, parmi les Chrysomélides, par exemple, du genre *Chrysomela* et *Orina* (d'après HOLMGREN). D'autre part, un bon nombre de Coléoptères termitophiles ne sont pas vivipares. Quant au Diptère termitophile vivipare, ROUBAUD cite *Termitomyia*, d'après les recherches de WASSMAN. Or cet exemple est compliqué et, comme nous le verrons plus loin, n'est pas suffisamment établi. D'après WASSMAN lui-même, un autre Diptère termitophile, non moins adapté à la vie dans les nids de Termites, *Termitoxenia* est constamment ovipare. D'ailleurs les Fourmis et les Termites eux-mêmes qui sont, évidemment, les plus anciennement adaptés à leur mode de vie ne sont jamais vivipares.

3. *Chloeon diptera*. — La découverte de la viviparité chez cette espèce d'Ephéméride est due à CALORI de Bologne (**1848**). En 1877, le travail de CALORI fut traduit par JOLY en français et le fait fut interprété, dans le sens de l'ovo-viviparité. Plus tard, et d'une façon indépendante, CAUSARD (**1896**) a retrouvé la viviparité chez le même Ephéméride. HEYMONS (**1897**), en réponse à ce dernier travail, a rappelé que la viviparité de cette Ephéméride avait été déjà signalée par CALORI et que SIEBOLD (1837) a signalé aussi un Ephéméride vivipare, sans donner le nom exact de l'espèce. Il ajoute que cet Ephéméride semble être ovipare à Berlin, que la viviparité est un fait régional et peut-être même saisonnier.

Giard en 1905 et ensuite Roubaud ont repris cet exemple, à l'appui de la théorie de la poecilogonie. Mais malgré ces observations et les données bibliographiques assez abondantes, les conditions de la viviparité de cet Ephéméride restaient complètement méconnues. Ce n'est qu'en 1908 que paraît un travail très intéressant de C. Bernhard, où, pour la première fois, ont été précisées les conditions de la viviparité et où ont été donnés les caractères anatomo-histologiques des organes génitaux de cet Ephémère. Il est important de remarquer que Bernhard a trouvé son matériel en Allemagne, à Leipzig, ainsi qu'à la station biologique de Leinz, à l'altitude de 1.117 mètres. A la question de savoir si *Chloeon diptera* est normalement vivipare, il déclare que ses recherches lui ont permis nettement de répondre affirmativement. « Meine darau gerichtete Untersuchungen haben jedoch zu dem sicheren Resultat geführt, dass die Viviparie, bei *Chloeon diptera*, durchaus das normale Verhalten darstellt.» Et voici les preuves : Après l'accouplement, qui dure dix minutes, la femelle du *Chloeon diptera* ne vient pas directement sur la rivière pour pondre et succomber, comme le font les Ephémérides ovipares ; elle se cache au contraire sous l'herbe et y reste sans manger, pendant 10 à 14 jours, jusqu'au complet développement de ses embryons. Elle se rend alors à la rivière et pond des larves. Si on presse une femelle fécondée d'un Ephéméride ovipare, elle ponde immédiatement ses œufs ; ce n'est pas le cas de *Chloeon diptera* ; même quand cette dernière renferme des embryons de 6 à 8 jours d'incubation, elle ne les laisse pas échapper, même si elle est traitée avec violence. D'autre part, si on extrait les œufs fécondés des Ephémérides ovipares et si on les plonge dans l'eau, ils ne risquent rien et peuvent se développer ; par contre, les œufs embryonnés extraits par dissection d'une femelle de *Chloeon diptera*, mis dans l'eau, gonflent immédiatement, éclatent et les embryons meurent.

Entre les formes ovipares et vivipares, Bernhard a constaté une différence d'ordre anatomique. Ainsi les tubes ovariques des ovipares sont composés de plusieurs œufs et le chorion des œufs est fortement chitinisé ; les tubes ovariques du *Chloeon diptera* n'ont qu'un seul œuf et le chorion est très mince.

Le nombre des germes qui est de 1.600 à 5.000 chez les ovipares, est de 600 à 700 chez le *Chloeon*. Toutes les larves sont mûres à la fois.

Tout cela montre que *Chloeon diptera* est un Ephéméride constamment et normalement vivipare, avec adaptation profonde à ce mode de vie. Quant aux cas d'oviparité signalés par Heymons et Giard chez cet

Ephéméride, ils résultent sûrement d'une observation inexacte ou d'une confusion d'espèces. On ne peut donc pas parler de la poecilogonie chez cet Insecte et cet exemple ne peut donner aucune indication, quant à l'origine de la viviparité.

4. *Musca corvina L.* — A ce nom sont liées, dans la littérature entomologique, un certain nombre d'idées biologiques générales intéressantes, mais d'une durée fort éphémère. PORTCHINSKY a été le premier à attirer l'attention des entomologistes sur le fait que *M. corvina*, au nord de la Russie, est ovipare et pond 24 œufs à la fois, chaque œuf ayant 2 mm. de longueur, tandis que la même mouche, dans la Crimée, au sud de la Russie, est vivipare et ne pond qu'une grosse larve de 3 mm. 1/3. Ce fait intéressant, résumé et interprété par OSTEN-SACKEN (**1887**), a été repris par GIARD (**1905**), comme un des meilleurs exemples de poecilogonie chez les Insectes. Il a été aussi repris à l'appui du même ordre d'idées par ROUBAUD (**1909**), dans son travail sur la *Glossina*. Or, tout récemment, PORTCHINSKY (**1910**) est revenu encore une fois sur *M. corvina* ; mais cette fois, il a renoncé à considérer les deux formes ovipare et vivipare comme appartenant à la même espèce. Voici ce que nous trouvons à la page 25-26 de l'appendice de son travail sur *Stomoxys calcitrans* L : « Au commencement, quand ma connaissance de cette mouche se réduisait à l'aspect extérieur de ses œufs originaux, je croyais que cette mouche est capable de se reproduire de deux façons différentes, c'est-à-dire que les unes déposeraient des œufs, tandis que les autres seraient vivipares et ne se trouveraient que dans les régions méridionales ; et, en effet, ces dernières formes vivipares, par leur aspect extérieur, ne diffèrent en rien des formes ovipares. Pourtant cette conclusion, basée uniquement sur l'aspect extérieur de ces mouches, n'était qu'une erreur. Maintenant que j'ai étudié le développement des formes ovipares, on peut dire avec exactitude, que les formes ovipares et vivipares de cette mouche sont deux espèces totalement distinctes dont la morphologie, depuis l'œuf jusqu'au puparium est tout à fait différente. » Dans le même travail, en se basant sur l'étude de tout le développement, il a divisé l'espèce *Musca corvina* L. en *Musca ovipara* Portchinsky et *Musca larvipara* Port. Et, ce qui est encore plus important, nous trouvons dans le même travail de PORTCHINSKY que *Musca ovipara* « se rencontre dans toute la Russie, là où se trouvent des bêtes à cornes » ; plus loin, p. 30, on lit : « Dans les gouvernements du Sud, dans les excréments des bêtes à cornes, les larves de ces deux espèces (*Musca ovipara* et *larvipara*) dépassent en nombre

toutes les autres larves coprophages. » Cela nous montre que les formes ovipare et vivipare ne sont pas les deux formes poecilogoniques d'une même mouche. localisées dans deux régions froide et chaude, mais qu'il y a deux espèces différentes habitant la même région vivant dans les mêmes conditions, mais présentant néanmoins des cycles évolutifs différents.

5. Le seul fait qui semble plaider en faveur de l'interprétation de ROUBAUD, c'est qu'on ne connaît pas de cas de viviparité complète en dehors des Diptères piqueurs. En effet tous les pupipares comme *Melophagus*, *Hippobosca*, *Lipoptema*, *Ornithomyia* sont des parasites plus ou moins constants des Mammifères et des Oiseaux, et les *Glossina* que ROUBAUD, avec raison, rapproche de ce groupe éthologique, semblent en effet avoir des conditions de vie analogues aux Pupipares. Or, même à ceci, on peut encore faire plusieurs objections : ainsi, on connaît actuellement plusieurs Diptères voisins de *Glossina*, comme *Stomoxys*, *Haematobia*, *Liperosia*, qui sont aussi suceurs du sang des Mammifères et qui sont pourtant de vrais ovipares. D'autre part, parmi les Diptères orthorhaphes auxquels appartiennent le plus grand nombre des formes suceuses de sang, reportées dans les familles les plus variées (*Chironomidae*, *Simulidae*, *Blepharoceridae*, *Culicidae*, *Psychodidae* et *Tabanidae*), on ne connaît pas un seul Diptère vivipare à incubation nutritive larvaire, et le seul cas de ovo-viviparité que l'on connaisse parmi les Orthorhaphes se rencontre chez un Chironomide : *Chironomus stercorarius* Deg. observé par PORTCHINSKY, qui n'est pas piqueur.

Enfin, un très grand nombre de cas connus de Diptères vivipares à incubation embryonnaire (groupe 1) ou à incubation en partie larvaire comme *Dasyphora pratorum* appartiennent aux Diptères non piqueurs.

On voit bien, par tout cela, que nous sommes encore fort loin de posséder même une conception approximative sur le déterminisme de la viviparité chez les Diptères et *a fortiori* chez les Insectes en général. La transformation d'un Diptère originairement ovipare vers la viviparité est un phénomène beaucoup trop complexe pour être réduit à ces deux facteurs : nourriture abondante (ou assimilable comme le sang) et température élevée. En effet, si la nourriture devient plus abondante et la température plus élevée, cela ne peut qu'augmenter l'activité génitale d'un Diptère ovipare ; il deviendra plus rapidement mûr, ou donnera une série plus rapide de pontes ou des pontes plus riches en œufs. Et ceci a été démontré tout récemment par GUYÉNOT (1913), au cours de ses recherches expérimentales sur les *Drosophila ampelophila*. Dans cette même série de

travaux, il a montré aussi que la simple rétention, par cette mouche, de ses œufs fécondés, est un phénomène très compliqué, qui peut être déterminé par un facteur autre que la nutrition ou la température.

Si la viviparité ou plutôt l'ovo-viviparité accidentelle est un phénomène tellement complexe, le fait de l'évolution dans l'ovaire d'un petit nombre d'œufs énormes au lieu d'un grand nombre de petits œufs l'est encore bien davantage. Et la complication atteint son maximum quand il s'agit de comprendre l'origine de l'incubation larvaire. Parce que pour que ce dernier phénomène se produise il ne suffit pas de supposer l'adaptation de la mouche adulte, dans un sens ou dans un autre, mais il est aussi indispensable d'envisager l'adaptation spéciale et concordante de la larve éclose qui, étant préalablement un organisme indépendant, libre, accomplissant son cycle évolutif en dehors du corps maternel, doit s'adapter aux conditions nouvelles et très particulières de la vie intra-utérine. Or, le déterminisme de cette adaptation mutuelle de la larve et de sa mère n'est pas moins compliqué que celui d'une larve parasite à son hôte.

Si l'on n'envisage que le côté de l'adaptation larvaire, le fait que la viviparité n'existe parmi les Diptères que chez les Cyclorhaphes (dont les larves ont dû passer par les conditions de vie spéciales du parasitisme), il est probable qu'une des nombreuses conditions d'établissement de la viviparité complète (groupe II) chez les Diptères a été justement le passage préalable de la larve par la vie parasitaire.



Il est opportun de rappeler ici les faits curieux et inattendus qui paraissent avoir été observés chez certains Diptères termitophiles appartenant aux genres *Termitoxenia* et *Termitomyia*. Ces deux genres, présentant un certain nombre d'espèces, ont été étudiés et décrits par Wasmann. D'après cet auteur, les Diptères de ces deux genres, très modifiés par la vie dans les termitières en dehors de leur aptérisme, présentent des caractères anatomiques très particuliers ; ainsi ils sont hermaphrodites, protandriques. Ce fait tellement imprévu et inconnu jusqu'à présent chez les Insectes, ne semble pas être bien démontré par Wasmann. La description (1900-1902) et surtout les figures qui accompagnent celle-ci, les seuls documents d'après lesquels le lecteur pourrait juger, sont tout à fait insuffisants et ne permettent nullement de se rendre compte de ce fait. Assmuth (1913) dans son travail récent sur *Termitoxenia* semble confirmer l'opinion de Wasmann quant à l'hermaphroditisme de

ces Diptères, mais ce travail n'apporte non plus aucune preuve décisive à cette question. Enfin BUGNION (1913) dans ses études anatomo-histologiques de ces Diptères, en se basant sur les dissections et nombreuses séries de coupes nie complètement l'hermaphroditisme de *Termitoxenia*. Je ne m'arrête pas davantage sur cette question qui ne rentre pas directement dans le sujet de ce travail. Ce qui nous importe ici, c'est le développement embryonnaire de ces mouches. D'après WASMANN, l'ovaire de ces Diptères est très réduit, il n'a qu'un seul tube ovarique et ce tube ne renferme qu'un seul œuf mûr à la fois. Cet œuf est de taille considérable, par rapport à la taille du Diptère. Mais, tandis que les embryons de *Termitomyia* se développent à l'intérieur du corps de la mère (la mouche serait ainsi vivipare), ceux des *Termitoxenia* se développent à l'extérieur, dans un œuf pondu, ils sont donc ovipares. Et, fait extraordinaire, l'œuf de ces deux Diptères, d'après WASMANN, ne donnerait jamais naissance à une larve, mais à un Insecte adulte ; autrement dit, la forme larvaire, nymphale ainsi que toute la métamorphose sont supprimées ; l'insecte serait donc *amétabole*. L'affirmation de ce fait tellement extraordinaire chez des Insectes à métamorphose complète, comme les Diptères, exige naturellement des preuves certaines et une démonstration nette ; mais voici sur quoi se base WASMANN pour démontrer l'amétabolisme.

1. Dans toutes les régions ou *Termitoxenia* et *Termitomyia* ont été recueillis, on n'a jamais rencontré aucune larve ni nymphe qu'on ait pu soupçonner appartenir à ces deux genres de mouche.

2. Là où les *Termitoxenia* ont été trouvés, on a rencontré des œufs de grande taille, plus grands que ceux de Termites. Avec les *Termitomyia*, par contre, on n'a jamais retrouvé ces œufs.

3. On trouve, dans les nids, deux sortes d'individus, les uns plus grands et complètement développés, dits *physogaster*, les autres plus petits, moins chitinisés, dits *stenogaster*.

4. L'étude histologique de ces deux sortes d'individus semble montrer que les individus *stenogaster* sont plus jeunes et leurs tissus moins différenciés subiraient des modifications pendant leur vie. Ces modifications portent surtout sur les organes génitaux internes, le tissu adipeux, les dimensions de l'abdomen, la chitinisation de la cuticule.

***

Sont-ce là les preuves suffisantes permettant de conclure à l'amétabolisme ?

Il va sans dire que le fait négatif qu'on n'a jamais rencontré la larve de ces Diptères n'est pas une preuve. Les Diptères ont déjà montré à ce point de vue tant d'imprévu, et chaque fois qu'une larve inconnuependant longtemps a été retrouvée, on s'est trouvé en présence de conditions de vie larvaires impossibles même à soupçonner. Pour ne pas aller loin. il suffit de rappeler que des Diptères voisins des *Termitoxenidae*, comme certains *Phoridae*: *Pseudacteon crawfordi* du Texas, déposent d'après Coquillet leurs œufs dans le cerveau d'une fourmi *Solenopsis germinata*.

Un fait analogue est connu pour un autre Phoride de l'Amérique du Sud, *Apocephalus pergandi*.

Les grands œufs qu'on rencontre avec les *Termitoxenia*, quand même ils appartiendraient à ce Diptère, ne donnent pas encore une preuve de l'amétabolisme.

L'existence des individus *Stenogaster* et *Physogaster*, en admettant la différence anatomique qui existe entre eux, n'est pas en contradiction avec nos connaissances sur les Insectes holométaboles. En effet, c'est un fait bien connu que tous les phénomènes de métamorphoses ne s'arrêtent pas, ou plutôt ne se terminent pas avec l'éclosion de l'insecte adulte. Les femelles de la plupart des Muscides ne sont pas mûres à l'éclosion, il faut souvent 10 à 20 jours de vie imaginale, avant que la femelle puisse pondre. Cette maturation génitale (qui peut être précédée par la fécondation et qui peut sur les coupes, donner un aspect d'hermaphroditisme protandrique) est d'autre part accompagnée d'un changement dans le tissu adipeux, qui se résorbe, à mesure que les ovules mûrissent (Pérez **1910**). L'abdomen se gonfle et s'allonge, le Diptère devient ainsi plus grand. Tous les changements histologiques cités par Wasmann chez les *Termitoxenia* cadrent bien avec ce qu'on sait chez les autres Diptères holométaboles, sauf peut-être que la chitinisation est ici ralentie. Or, ceci est peut-être en rapport avec l'obscurité et l'air confiné du milieu. On voit, en tout cas, que l'amétabolisme et aussi l'hermaphroditisme ne sont nullement prouvés ; le seul moyen de les prouver, c'est de voir sortir des gros œufs trouvés dans les nids avec le *Termitoxenia* un individu stenogaster ou de trouver, par exemple, dans l'abdomen d'individus physogaster de *Termitomyia*, un individu stenogaster plus ou moins formé[1].

Et si même on voit un jour les individus stenogaster se former dans

1. Il est intéressant de rappeler ici que dans un travail récent (**1913**) Wasmann paraît être moins affirmatif quant à l'amétabolie de *Termitoxeniidae*. Voici c'est que nous trouvons dans ce travail : « Desgleichen bedarf auch die seit 1901, von mir angenommene Ametabolie von *Termitoxenia* noch weiterer Bestätigungen govor sie als erweisen betrachtet werden kann. »

les œufs de *Termitoxenia* à l'extérieur ou dans les œufs internes de *Termitomyia*, on ne pourra pas encore parler d'amétabolisme, tant qu'on n'a pas suivi tout le développement sous le chorion de l'œuf. En effet, par ses grandes dimensions, l'œuf de ces deux Diptères termitophiles se rapproche de ceux de certains Diptères vivipares comme *Mesembrina*, *Hylemyia*, *Dasyphora*, *Musca larvipara*, etc... Dans ces deux cas la femelle ne produit qu'un œuf à la fois, mais ce dernier renferme une masse considérable de vitellus. La larve qui se développe dans un pareil œuf, éclôt, comme nous l'avons vu plus haut, beaucoup plus grande et plus robuste qu'une larve de Diptère ovipare ordinaire. Et, ce qui est important, la quantité de substances nutritives qui se trouve dans l'œuf suffit à la larve pour arriver au stade II. La larve d'*Hylemyia* (fig. 8) ou *Mesembrina*, comme nous avons vu plus haut, étant encore sous le chorion de l'œuf, présente déjà les organes chitineux du stade II bien développés (fig. VIII) et visibles sous la peau du stade I. La larve mue donc tout de suite après l'éclosion et le cycle évolutif externe de la larve est ainsi raccourci. Nous sommes ici en présence d'un fait qui rappelle une incubation nutritive partielle et cette nutrition de la larve ne se fait pas dans l'utérus, mais dans l'œuf lui-même, qui, étant dans le tube ovarique, a emmagasiné une énorme quantité de réserves.

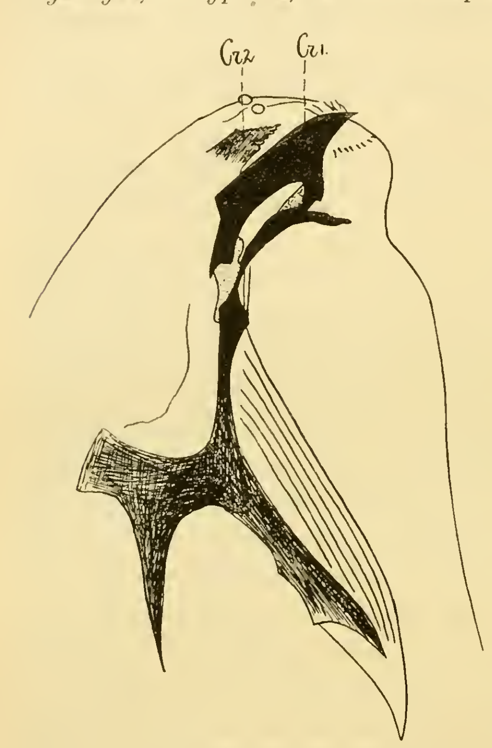


FIG. VIII. Armature buccopharyngienne de la larve primaire de *Hylemyia strigosa*, extraite de son œuf. *Cr* 1, crochets latéraux du stade I. *Cr* 2, crochets latéraux du stade II. La larve présente aussi les stigmates prothoraciques du stade II.

Ceci permet de parler d'une incubation nutritive ovarienne [1] qui peut

1. En admettant l'incubation nutritive ovarienne, je ne veux pas accepter le terme « *placenta ovarica* » de CHOLODKOVSKY, que nous avons critiqué plus haut ; l'incubation nutritive ovarienne se fait par le procédé ordinaire aux dépens des cellules nourricières, et elle n'est en somme que l'exagération ou l'accentuation du même phénomène nutritif qui existe chez tous les Diptères ovipares normaux.

être prolongée par une incubation nutritive utérine, comme c'est le cas du IIe groupe des vivipares, ou peut être indépendante de cette dernière, comme c'est le cas des vivipares du Ier groupe, à gros œufs.

Il suffit maintenant de supposer que l'œuf évolue dans ce sens, qu'il devient de plus en plus grand, de plus en plus chargé de vitellus, sans que les dimensions du corps de l'espèce changent, jusqu'à arriver enfin à l'état représenté par le prétendu œuf de *Termitoxenyia* ; la larve qui s'y développera, ayant à sa disposition plus de substance nutritive, arrivera au stade I, le dépassera, dépassera les stades II et III et se tranformera en nymphe sur place, c'est-à-dire sous le chorion. Il n'est pas nécessaire d'admettre l'existence de deux mues ; le cycle peut passer par une mue (comme larve des Pipunculides) ou peut-être sans mues; mais, une fois la croissance finie, la larve subira sous le chorion une métamorphose complète, pendant laquelle, par le processus analogue à celui qui se rencontre chez d'autres larves de Diptères, les organes larvaires se transformeront en ceux d'un individu stenogaster.

Je dois enfin rappeler qu'en 1908, au Congrès de l'association pour l'Avancement de Sciences, en Amérique, Brues a fait une communication concernant un autre Diptère termitophile *Ecitomyia* qui, d'après lui, est voisin de *Termitoxenia*. Les coupes de ce Diptère lui ont montré que, dans l'œuf, il se développe un embryon, rappelant certaines phases du développement d'une mouche ordinaire, comme *Sarcophaga* ; ce développement, d'après Brues, devrait aboutir à une larve et non à un individu sténogaster, comme le prétend Wasmann. La constatation de Brues, qui n'est malheureusement illustrée d'aucune figure, est très intéressante, mais elle ne constitue pas une objection sérieuse à l'assertion de Wasmann, si l'on suppose que tous les stades larvaires et la nymphe évoluent sous le chorion de l'œuf.

(*Travail du Quick Laboratory University Cambridge.*)

BIBLIOGRAPHIE

1913. Assmuth (Joseph). *Termitoxenia Assmuthi.* Wasm. Anatomisch-Histologische Untersuchung. (Nova. Acta. Abh. K. Leop. Car. Akad. der nat. **1913.**)

1907. Bernhard (Carl.). Ueber die vivipare Ephéméride *Chloeon dipterum.* (*Biol. Zentralbl.* p. 467-479.)

1897. Bruce (D.). Further Report on the Tsetse-fly. Disease or Nagana in Zululand. **1897.** London.

1908. BRUES (Charles T.). Some stages in the Embryology of certain Degenerate Phoridae and the supposedly Hermaphrodic genus *Termitoxenia*. (*Science N. S.* vol. 27 p. 942.)

1913 *a* BUGNION. *Termitoxenia*. (*Bull. Soc. Zool.* 38 p. 121-123.)

1913 *b* — *Termitoxenia*. Etude anatomo-histologique. (*Ann. Soc. Ent. belge.*)

1848. CALORI (L.). Sulla generazione vivipara della *Chloe diptera* L. (*Nuovi annali dell Sc. natur.* vol. 9. Bologna. 1877. Traduit en français par JOLY dans *Bull. Soc. d'études de Sc. natur. de Nimes* v. 1887. 1879. Résumée dans l'*Archiv. für Naturgeschichte* Jahrg 45 Bd 2 p. 66.)

1896. CAUSARD (M.). Sur un Ephémère vivipare. (*C. R. Ac. de Sc.* t CXXIII p. 705-708.)

1907. COQUILLET (D. W.). A new Phorid genus with horny ovipositor. (*The Canadian Ent.* vol. 39.)

1908 *a* CHOLODKOVSKY (N.). Ueber den weiblichen Geschlechtsapparat einiger viviparen Fliegen. (*Zool. Anzeig.* 18 août Bd. XXXIII.)

1908 *b* — Zur Frage über die Fortpflanzung und Entwicklungsweise der viviparen Fliegen. (*Trav. de la Soc. imp. de natur. de Saint-Pétersbourg. C. R. des séances* 106-108.)

1905. GIARD (A.). La Poecilogonie. (*Bullet. Scient. de la Fr. et Belg.* T. XXXIX p. 153-187.)

1913. GUYÉNOT (E.) Etudes biologiques sur une mouche *Drosophila ampelophila* Low.

— IV. Nutrition des larves et fécondité. (*C. R. de la Soc. de Biol.* T. LXXIV p. 270.)

— V. Nutrition des adultes et fécondité. (*C. R. de la Soc. de Biol.* T. LXXIV p. 332.)

— VI. Résorption des spermatozoïdes et avortement des œufs. (T. LXXIV p. 389.)

— VII. Le Déterminisme de la ponte. (T. LXXIV, p. 443.)

1897. HEYMONS (R.). Ueber den Nachweis der Viviparität bei Eintagsfliegen. (*Zool. Anz.*, nº 533, XX, p. 205.)

1904. HOLMGREN (N.). Ueber vivipare. Insekten. (*Zool. Jahrb. Abt. b. Syst.* Bd 19.)

1915. KEILIN (D.) et THOMPSON (W. R.). Sur le Cycle évolutif des Pipunculides Diptères parasites intracoelomiques des Typhlocybes (Homoptères). (*C. R. de la Soc. de Biol.* T. LXXVIII, p. 9-12, avec 11 figures.)

1858. LEUCKART (R.). Die Fortpflanzung und Entwicklung den Pupiparen nach Beobachtungen an *Melophagus ovinus*. (*Abh. d Naturf. Geselsch.* in Halle 4. Bd.)

1890-1895. LOWNE (B.-T.). Anatomy, Physiologie, Morphology and Development of the Blow-Fly. (*Calliphora erythrocephala.*) (2 vol. *London.*)

1905. MINCHIN (E. A.). Report on the Anatomy of the Tsetse-fly (Glossina palpalis) Proc. of the Roy. Soc. Ser. Bv. 76 nº 512.

1906. — The Breeding habits of the Tsetse-fly (Discovery of the pupae of the Tsetse-fly). Nature T. LXXIV, 25 octobre.

1887. OSTEN-SACKEN (C. R.). On Mr. Portchinsky's publications on the larvae of Muscidae. (*Berlin. Ent. Zeitschr.* XXXI. I.)

1909. PANTEL (Y.). Recherches sur les Diptères à larves entomobies. I. Caractères parasitiques aux points de vue éthologique et biologique. (*La cellule.* T. XXVI, fasc. 1.)

1912. PANTEL. (J.). Recherches sur les Diptères à larves entomobies. II. Les enveloppes de l'œuf avec leurs dépendances, les dégâts indirects du parasitisme (La cellule T. XXIX, 1 fasc.).

1910. PEREZ. (Ch). Recherches histologiques sur la métamorphose des Muscides (*Calliphora erythrocephala*). Arch. de Zool. Exper. 274 p. 1. pl.

1891. PORTCHINSKY (J.). Biologie des mouches coprophagues et nécrophagues. (*Hor. Soc. Ent. Ross.* Vol. 26, p. 63-131) (en russe).).

1910. — Recherches biologiques sur le Stomoxys calcistrans L et biologie comparé, des mouches coprophagues. (*Saint-Pétersb.* 90, p. 97, fig.).

1900. PRATT (H. S.). The embryonic history of imaginal discs in *Melophagus ovinus* L. together with an account of the earlier stages in the development of the insect. (*Proced. of the Boston soc. of nat. histor.* Vol. 29, nº 14, p. 24-72. 7 Taf.)

1909. ROUBAUD (E.). Recherches biologiques sur les conditions de viviparité et de vie larvaire de *Glossina palpalis.* R. Desv. (*C. R. Ac. Sc.* Paris. T. 148.).

1909. ROUBAUD (E.). Recherches sur la biologie et les Adaptations de la *Glossina palpalis.* (*Rapport de la mission de la maladie du sommeil au Congo français*, 1906-1908.).

1910. SCHMITZ (H.). Zur Lebensweise von *Helicobosca muscaria* Mg. (*Zeitschr. für wiss. Insektenbiolog.* Bd. 6., p. 107-109.).

1938. SIEBOLD (Th.) (von). Ueber die viviparen Musciden. (*Foricp's neue Notzih.* Bd. 2.)

1907. STUHLMANN. (F.). Beiträge Zur Kenntniss der Tsetsefliegen (*Glossina fusca* und *Gl. tachinoides*) Arb. aus dem kaiserl. Gesudheitsamte Berlin T. XXVI.

1908. TOWNSEND (H. T.). A record of results from readings and dissections of Tachinidae. (*U. S. Depart. of Agr. Bur. of Entomol. Muscell. Papers.* Washington.)

1900. WASMANN (E.). *Termitoxenia*, ein neues flügelloses physogastres Dipterengenus and Termitennestern I. (*Zeitschr. für wiss. Zool.* Bd 67, p. 599-617. 1 Taf.).

1901. — *Termitoxenia* ein neues flügelloses physogasteres Dipterengenus and Temitennestern II. (*Zeitschr. für wiss. Zool.* Bd 70, p. 289-298.).

1902. — Ein näheren Kenntnis der termitophilen Dipteren *Termitoxenia* Wasm. (*Verh. 5. internat. Zool. Congr.* Berlin, p. 852-872. 1 Taf.).

1903. — Die Thorakaläuhnge der Termitoxenidae, ihr Bau, ihre imaginale Entwicklung und phylogenetische Bedeutung. (*Verh. deutch. Zool. Gesel.* 13. V. p. 113-120, taf 2.).

1913. — Revision der Termitoxeniinae von Ostindien und Ceylon. *Ann. Soc. Entom. Bel.* T. 57, p. 16-22, 4 fig.

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
Tome 55, pp. 417 à 482, pl. VIII et IX.
20 Mars 1916

ANNÉLIDES POLYCHÈTES
DES
ILES FALKLAND

Recueillies par M. Rupert Vallentin Esq[re] (1902-1910)

PAR

PIERRE FAUVEL
Professeur à l'Université Catholique d'Angers

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION

La détermination de cette petite collection d'Annélides Polychètes, recueillies aux îles Falkland par M. Rupert Vallentin, en 1902 et 1910, m'a été confiée par M. le Dr J.-H. Ashworth que je remercie cordialement de m'avoir ainsi procuré un sujet d'étude fort intéressant.

Ces Annélides ont été recueillies, pour la plupart, à la côte, à mer basse. Elles proviennent principalement de Port Stanley et de Roy Cove.

Indépendamment du court mémoire de PRATT (**1901**), spécialement consacré aux Annélides des îles Falkland, la faune des Polychètes de ce petit archipel est déjà connue, grâce aux ouvrages de KINBERG, GRUBE, Mc INTOSH, EHLERS, ARWIDSSON, RAMSAY, dans lesquels sont signalées de nombreuses espèces de cette provenance.

Cette faune, d'ailleurs, ne paraît pas différer sensiblement de celle de la Terre de Feu et de la région de Magellan, déjà bien étudiée, et sur laquelle EHLERS (**1901**) a publié un magistral ouvrage d'ensemble.

Aussi, n'ai-je pas été surpris de ne rencontrer aucune espèce nouvelle dans le matériel que j'ai examiné. Il n'en est, d'ailleurs, pas moins intéressant pour cela, car il m'a permis de constater l'identité de plusieurs espèces très répandues dans l'hémisphère austral avec des formes communes dans nos mers d'Europe.

Dans une étude sur les Annélides de San-Thomé (**1914**), j'ai déjà insisté sur la façon dont les faunes annélidiennes des deux hémisphères se compénètrent dans les profondeurs de l'Atlantique, les espèces de la zone froide, littorales sous les hautes latitudes, descendant des pôles vers l'équateur, en devenant abyssales dans la zone intertropicale qu'elles peuvent dépasser.

L'examen du matériel des îles Falkland, recueilli principalement à la côte, à mer basse, confirme que plusieurs de ces espèces peuvent ensuite redevenir littorales, après avoir ainsi franchi cette zone, sans avoir eu à supporter une élévation de température nuisible, grâce à la fraîcheur uniforme qui règne à une certaine profondeur. Le facteur température semble, en effet, exercer une influence considérable sur les Polychètes.

Ainsi peut s'expliquer facilement la présence de certaines espèces en des localités aussi éloignées que la Norvège et la Terre de Feu, l'océan Glacial Arctique et les côtes du grand continent Antarctique, sans qu'il soit nécessaire de recourir à la théorie bipolaire invoquée par PRATT (**1901**).

Des espèces appartenant à la fois aux zones froides ou tempérées boréales et australes manquent sur les côtes de la région intertropicale, mais ont été recueillies dans des dragages profonds exécutés dans cette zone.

Le nombre des espèces communes aux deux hémisphères est déjà considérable. Ainsi, rien que parmi les deux cent quatre-vingt-huit espèces recueillies dans ses campagnes par S. A. S. le Prince de Monaco, j'ai pu en citer soixante et une. (**1914**, p. 24.) En y ajoutant celles qui ont été signalées par EHLERS, MC INTOSH, GRAVIER et divers auteurs, et que je n'ai pas eues entre les mains, on arriverait à un chiffre bien plus élevé.

Le nombre de ces espèces communes aux deux hémisphères s'accroît d'ailleurs tous les jours, car des comparaisons minutieuses permettent de constater que beaucoup de formes considérées *a priori* comme spéciales à l'hémisphère austral ne diffèrent en rien de celles d'Europe.

Sans sortir du cadre de ce travail, un coup d'œil jeté sur la liste suivante des Polychètes de la collection Rupert Vallentin permettra d'en constater plusieurs exemples :

Harmothoë spinosa KINBERG.
Hermadion Magalhaensi KINBERG.
Polynoë antarctica KINBERG.
Syllis brachycola EHLERS.
Syllides articulosus EHLERS.
Exogone heterosetosa MC INTOSH.
Sphaerosyllis retrodens EHLERS.
Grubea rhopalophora EHLERS.
Autolytus simplex EHLERS.
* *Procerastea Perrieri* GRAVIER
Marphysa corallina (KINBERG).
* *Nereis Kerguelensis* MC INTOSH.
Platynereis Magalhaensis KINBERG.
Glycinde armata (KINBERG).
Nephthys macrura SCHMARDA.
* *Spiophanes Bombyx* (CLAPARÈDE).
* *Polydora ciliata* (JOHNSTON).
Polydora polybranchia HASWELL.
Scoloplos Kerguelensis MC INTOSH.
Nainereis marginata (EHLERS).
* *Audouinia filigera* (DELLE CHIAJE).
* *Cirratulus cirratus* O. F. MÜLLER.
* *Flabelligera affinis* SARS.
* *Phyllochaetopterus socialis* CLAPARÈDE.
* *Notomastus latericeus* SARS.
Arenicola assimilis EHLERS.
Lumbriclymenella robusta ARWIDSSON.
Clymene Kerguelensis MC INTOSH.
Clymene minor (ARWIDSSON).
Nicolea chilensis (SCHMARDA).
Leprea streptochaeta EHLERS.
* *Thelepus setosus* (QUATREFAGES).
Bispira Magalhaensis (KINBERG).
Potamilla antarctica (KINBERG).
Oria limbata EHLERS.
Spirorbis Claparedei CAULLERY et MESNIL.
Spirorbis Lebruni CAULLERY et MESNIL.

L'astérique indique les espèces européennes.

Sur ces trente-sept espèces, appartenant à trente-quatre genres, répartis en dix-sept familles, dix sont européennes et sept diffèrent si légèrement d'espèces correspondantes de l'hémisphère boréal qu'un examen approfondi les y ferait, sans doute, rattacher.

Des espèces européennes de la liste ci-dessus, cinq : *Nereis Kerguelensis*, *Polydora ciliata*, *Audouinia filigera*, *Flabelligera affinis*, *Notomastus latericeus*, étaient déjà connues de l'hémisphère austral ; il faut y ajouter le *Spiophanes Bombyx* et la *Procerastea Perrieri*, non encore signalées, et les trois espèces suivantes : *Cirratulus cirratus* (= *Promenia jucunda*), *Phyllochaetopterus socialis* (= *Ph. pictus*), *Thelepus setosus* (= *Th. spectabilis*) dont j'ai reconnu l'identité avec les espèces indiquées entre parenthèses, qui étaient considérées, jusqu'ici, comme spéciales aux mers du Sud.

Les espèces qu'une étude ultérieure permettra peut-être de rattacher à des espèces européennes sont : *Syllis brachycola* Ehl. (voisin de *S. prolifera* Krohn), *Sphaerosyllis retrodens* Ehl. (voisin de *Sph. pirifera* Clp.), *Grubea rhopalophora* Ehl. (voisin de *G. clavata* Clp.), *Autolytus simplex* Ehl., *Platynereis Magalhaensis* Kbg (très voisine de *P. Dumerilii* Aud.-Edw.), *Oria limbata* Ehl. (voisine de *O. Armandi* Clp.), *Bispira Magalhaensis* Kbg (voisine de *B. Mariæ* Lo Bianco).

Par contre, je doute de l'identité de la *Polydora polybranchia* Haswell d'Australie et des Falkland avec la forme de la Manche et de la Méditerranée décrite sous ce nom par Carazzi et Mesnil.

Enfin j'attire l'attention sur l'uniformité de la faune sud-antarctique, ou notale, tout autour du globe. On remarquera, en effet, le grand nombre d'espèces communes à la Terre de Feu, aux îles Falkland, à la Géorgie du Sud, aux îles Bouvet, Marion, Kerguelen, à la Nouvelle-Zélande et aux côtes du continent antarctique.

Parmi les espèces les plus largement répandues dans ces régions on peut citer :

Harmothoë spinosa Kbg.
Hermadion Magalhaensis Kbg.
Polynoë antarctica Kbg.
Syllis brachycola Ehlers.
Syllides articulosus Ehlers.
Exogone heterosetosa Mc Intosh.
Grubea rhopalophora Ehlers.
Nereis Kerguelensis Mc Intosh.
Nephthys macrura Schmarda.
Scoloplos Kerguelensis Mc Intosh.
Nainereis marginata (Ehlers).
Notomastus latericeus Sars.
Clymene Kerguelensis Mc Intosh.
Nicolea chilensis (Schmarda).
Thelepus setosus (Quatrefages).
Potamilla antarctica (Kinberg).
Oria limbata (Ehlers).

Les espèces suivantes, dont plusieurs appartiennent, en outre, à

l'hémisphère boréal, sont distribuées sur la même zone circulaire, dite notale, passant par l'extrémité sud de l'Amérique, de l'Afrique et de l'Australie, mais n'ont pas encore été signalées, jusqu'ici, sous les hautes latitudes australes et autour du continent antarctique. A quelques exceptions près, ce sont plutôt des Annélides de la zone tempérée :

Marphysa corallina (KINBERG).
Platynereis Magalhaensis KINBERG.
Polydora ciliata (JOHNSTON).
Polydora polybranchia HASWELL.
Cirratulus cirratus O. F. MÜLLER.
Audouinia filigera (DELLE CHIAJE).
Arenicola assimilis EHLERS.
Flabelligera affinis SARS.
Phyllochætopterus socialis CLAPARÈDE.
Leprea streptochaeta EHLERS.

En résumé, l'étude détaillée et comparative des Polychètes provenant des régions les plus diverses du globe augmente chaque jour le nombre déjà considérable des espèces cosmopolites.

L'abondance des matériaux de provenances différentes permet souvent de réunir des formes dont on avait fait, à tort, des espèces distinctes, en prenant pour spécifiques des caractères sans importance représentant seulement des variations individuelles, ou même de simples effets du mode de conservation. Nous en verrons des exemples à propos du *Thelepus setosus* et du *Phyllochaetopterus socialis* [1].

C'est ainsi que CLAPARÈDE critiquait jadis, non sans raison, parfois, les *variétés alcooliques* de M. de QUATREFAGES.

Cependant, l'étude des Annélides exotiques ne peut guère se faire que sur du matériel ainsi conservé, mais lorsqu'il est abondant et quand on dispose de nombreux types de comparaison, on peut éluder, en partie, ces inconvénients et éviter de multiplier indûment les espèces.

PARTIE DESCRIPTIVE

Famille des **APHRODITIENS** Savigny.

Tribu des ***POLYNOÏNÉS*** Grube

Genre **HARMOTHOË** Kinberg

Harmothoë spinosa Kinberg

(Pl. VIII, fig. 8-9).

Harmothoë spinosa KINBERG (1857-1910), p. 21, pl. VI, fig. 31.
— — WILLEY (1902), p. 263, pl. XLI, XLIII.
— — EHLERS (1913), p. 438, pl. XXVI, fig. 1-12. (Bibliographie et synonymie.)

1. Parmi des Polychètes de la côte sud-ouest de l'Australie que j'étudie en ce moment, je viens de retrouver la *Polymnia nebulosa* Mont. que rien ne distingue de la *P. triplicata* Willey, et l'*Amphitrite rubra* Risso, identique à celle de la Méditerranée.

Polynoë fullo Grube (**1877**), p. 215.
Polynoë vesiculosa Grube (**1877**), p. 514.
Lagisca antarctica Mc Intosh (**1885**), p. 80, pl. XIII, fig. 1; pl. XVI, fig. 3 ; pl. XVIII, fig. 1 ; pl. VI A, fig. 1-2.
Lagisca magellanica Mc Intosh (**1885**), p. 82, pl. XIII, fig. 5 ; pl. XVIII, fig. 3-4 ; pl. VII A, fig. 1-2.

Localités. — Roy Cove, à mer basse, grande marée. — N° 117, 21 février 1902, à mer basse, grande marée.

Les quelques spécimens de cette espèce, qui est pourtant susceptible d'acquérir une grande taille, ne dépassent pas dix à dix-sept millimètres, sur quatre à six millimètres. Seul un fragment antérieur, provenant de Roy Cove, mesure près d'un centimètre de large, soies comprises.

Cette espèce paraît très répandue dans l'Antarctique et dans la sous-région notale. Elle a été souvent décrite et Ehlers (**1913**) en a donné d'excellentes figures en couleurs. Elle a déjà été signalée aux îles Falkland par Pratt. Comme l'*Harmothoë imbricata* de l'hémisphère nord, elle présente de nombreuses variétés.

Kinberg l'a décrite avec des appendices lisses et des élytres sans franges, mais garnies de grosses papilles.

Mc Intosh et Gravier lui trouvent des cirres papilleux et des élytres frangées à papilles plus ou moins développées. Ehlers a fait remarquer la variabilité des papilles et des franges des élytres.

Les spécimens n° 117, dont l'un vivait en commensal dans le tube d'un *Thelepus*, ont sur le dos des bandes transversales, les unes violacées, les autres plus ou moins verdâtres. Le prostomium porte quatre gros yeux et des cornes frontales. Les antennes latérales sont courtes, foncées et leur base, à insertion ventrale, est cachée sous le cirrophore de l'antenne médiane. Elles portent d'assez longues papilles. Les palpes, à peu près de la longueur des cirres tentaculaires, sont finement papilleux. Les cirres tentaculaires et les cirres dorsaux se terminent en longue pointe filiforme précédée d'un renflement. Ils sont annelés de brun et garnis de longues papilles. Les soies dorsales sont nombreuses, grosses, faiblement arquées, épineuses presque jusqu'à l'extrémité qui est un peu renflée, entaillée, rappelant celle des soies de l'*Harmothoë spinifera* (pl. VIII, fig. 8-9).

Les soies ventrales sont nettement bidentées. Les élytres sont au nombre de seize paires. Les 4-5 derniers sétigères sont nus, mais ils dépassent peu le bord de la dernière paire d'élytres.

Les élytres sont ponctuées de brun, garnies de papilles coniques, et leur bord postérieur est fortement frangé de longues papilles molles, cylindriques, capitées.

Sur l'individu de Roy Cove, les élytres portent plusieurs rangées de grosses papilles ovoïdes, noirâtres. La trompe est garnie de dix-huit papilles de type ordinaire.

Willey distingue trois variétés dans cette espèce. Les exemplaires ci-dessus correspondent à la variété *typica*, par leurs élytres frangées ; à la variété *fullo-lagiscoïdes*, par leurs soies bidentées.

Habitat. Terre Victoria du Sud, Terre de l'Empereur Guillaume II, Cap Adare, Port Charcot, Ile Booth Wandel, Géorgie du Sud, Kerguelen, Iles Falkland, Région de Magellan.

Genre **HERMADION** Kinberg (*non* Claparède)

Hermadion Magalhaensi Kinberg

(Pl. VIII, fig. 10-11).

Hermadion Magalhaensi Kinberg (1855), p. 386 et (1857), p. 22, pl. VI, fig. 32.
— — Gravier (1911), p. 86 (Bibliographie).
— — Pratt (1901), p. 1.
Hermadion longicirratus Kinberg (1857), p. 22, pl. VI, fig. 33.
Hermadion Kerguelensis Mc Intosh (1885), p. 105, pl. XI, fig. 5 ; pl. XII, fig. 7.

Localités. — Près de Hookers Point, sous les pierres. — N° 61 — Roy Cove, à mer basse, grande marée, dans un paquet de *Melobesia* et dans les crampons de *Macrocystis*. — Stanley Harbour, 1902.

Cette espèce est susceptible d'atteindre une grande taille, la plupart des spécimens mesurent 50 à 65 millimètres sur 13 à 15 millimètres, soies comprises.

Les plus petits, provenant de Stanley Harbour, ont encore 30 millimètres sur 8.

Le nombre des segments sétigères varie en fonction de la taille, ainsi que le nombre des segments postérieurs non recouverts par les élytres. Les individus de taille moyenne ont 44 sétigères, dont 12 postérieurs nus, les plus grands en ont de 46 à 51, avec 14 à 19 postérieurs sans élytres.

Les élytres sont au nombre de quinze paires. Sur les grands individus elles ne se croisent que dans la partie antérieure et dans la partie postérieure, tandis qu'elles laissent le milieu du dos largement à nu dans la région moyenne. Elles présentent une coloration très variable. On y distingue généralement deux taches claires et une ou deux marques foncées en forme de C renversé ou de S oblique. La cinquième élytre d'un des spécimens est exactement semblable à la cinquième élytre de l'*Hermadion Magalhaensi* figurée par Kinberg (pl. VI, fig. 32-H^5). Ces élytres paraissent

lisses à un faible grossissement. En réalité, elles sont couvertes de nombreuses petites papilles coniques ou tronquées et leur bord n'est pas frangé de cils.

Les appendices céphaliques et les cirres dorsaux sont renflés à l'extrémité, puis brusquement atténués en pointe fine. Ils ont un large anneau brun au-dessous du renflement. On y remarque quelques rares papilles petites, courtes, globuleuses, très transparentes, peu visibles, de sorte, qu'à un faible grossissement, ces appendices paraissent lisses. Les deux cirres anaux, analogues aux cirres dorsaux, sont assez longs.

Les soies dorsales sont nombreuses, fortes, presque droites et divergentes, donnant à l'animal un aspect hérissé. Ces soies brunâtres, ou jaune d'or, sont presque lisses ; elles ne présentent, en effet, que des bandes transversales peu développées d'épines très fines et très courtes, d'autant moins marquées que l'individu est de plus grande taille (pl. VIII, fig. 10-11). Les soies ventrales, fortement épineuses, se terminent par une pointe robuste unidentée. Le prostomium n'a pas de cornes frontales. Les yeux, au nombre de quatre, sont parfois assez petits, mais toujours visibles d'en dessus.

Les grands spécimens ont tout à fait l'aspect général figuré par KINBERG (pl. VI, fig. 32 A). Il y a également concordance pour l'aspect de la partie antérieure et de ses appendices, le dessin des élytres et les soies ventrales. Les différences à relever sont les suivantes : d'après KINBERG, les soies dorsales sont lisses, les élytres sans papilles, et les cirres sont lisses. Cependant, sa figure 32 H, représentant une portion d'élytre grossie, semble bien montrer des papilles. Les papilles des appendices sont petites, transparentes, et échappent facilement à l'observation. Quant aux épines des soies dorsales, elles sont si peu marquées sur les grands spécimens qu'elles arrivent, sans doute, à disparaître complètement sur les vieux individus (pl. VIII, fig. 10).

Les petits spécimens de Stanley Harbour se rapprochent davantage de l'*Hermadion longicirratus* de KINBERG. La base des antennes latérales est complètement cachée par le cératophore de l'antenne médiane. Les antennes et les cirres sont moins renflés et ont la pointe plus longue et plus fine, ils sont garnis de longues papilles visibles à un faible grossissement. Les élytres, à peu près incolores, sont couvertes de papilles bien marquées et frangées de cils sur une partie de leur bord postérieur. Elles ressemblent tout à fait à la figure 33 H^5 de KINBERG. Les soies dorsales

sont plus nettement annelées (pl. VIII, fig. 11), les ventrales sont également unidentées.

Ehlers et Gravier ont déjà fait remarquer la variabilité de cette espèce. Mc Intosh a indiqué ses rapports avec l'*Hermadion longicirratus* et Pratt admet l'identité de ces deux espèces. Je partage d'autant mieux cette opinion que les spécimens recueillis dans les *Melobesia* présentent des caractères intermédiaires. Ils correspondent à l'*Hermadion longicirratus* : 1° par leurs yeux médiocres, 2° par leurs appendices papilleux, 3° par leurs élytres garnies de tubercules, 4° par leurs soies dorsales épineuses. Ils se rapprochent, au contraire, de l'*Hermadion Magalhaensi* : 1° par la base des antennes latérales visible d'en dessus, 2° par leurs cirres à renflement plus marqué, 3° par la coloration plus marquée de leurs élytres, dont le bord postérieur est parfois un peu replié, 4° par leur taille et le nombre de leurs sétigères.

Un grand spécimen de Hookers Point, dont les élytres antérieures sont incolores et les suivantes avec un seul point noir au centre, correspond tout à fait à l'*Hermadion Kerguelensis* de Mc Intosh.

A mon avis, l'*Hermadion longicirratus* est la forme jeune de l'*Hermadion Magalhaensi* et cette espèce subit en vieillissant des modifications analogues à celles de la *Lagisca Hubrechti* de l'Atlantique nord.

Willey (**1902**, p. 266) cependant, considère l'*H. longicirratus* comme génériquement distinct de l'*H. Magalhaensi* et appartenant plutôt à la série *Harmothoë spinosa*, opinion que je ne saurais partager pour les raisons que je viens d'exposer.

Gravier, comme Willey, se demande s'il n'y aurait pas lieu de fusionner les genres *Harmothoë*, *Lagisca* et *Hermadion*, Willey ayant observé que chez les *Harmothoë* on trouve un certain nombre de segments postérieurs sans élytres. Chez les *Harmothoë*, ces segments nus sont toujours peu nombreux et ne dépassent pas sensiblement le bord postérieur de la dernière paire d'élytres, de sorte que la définition ancienne reste pratiquement exacte. Chez les *Hermadion* et les *Lagisca* complètement adultes, ces segments postérieurs sont toujours beaucoup plus nombreux : quatorze, quinze, et davantage, et forment une région postérieure bien distincte, non recouverte par les élytres. Ce n'est que chez les jeunes individus qu'il peut y avoir confusion, quand le nombre de ces segments n'est encore que de cinq ou six.

Les différences entre les genres *Lagisca* et *Hermadion* sont moins marquées. Cependant, ces derniers me paraissent se distinguer des *Lagisca*

par l'absence de cornes frontales au prostomium, leurs soies dorsales généralement lisses ou très faiblement annelées et leurs soies ventrales unidentées, même chez les jeunes. Mais il est possible qu'un examen approfondi des diverses espèces amène à fusionner ces deux genres. Actuellement, cette réunion me semble prématurée.

HABITAT. — Région de Magellan, Terre de Feu, Iles Falkland, Kerguelen, Antarctique (Baie Marguerite).

Genre **POLYNOË** Œrsted, *s. stric.*

Polynoë antarctica Kinberg

Polynoë antarctica KINBERG (**1857**), p. 23, pl. X, fig. 58.
Polynoë (*Enipo*) *antarctica* GRUBE (**1875**), p. 22.
Enipo antarctica EHLERS (**1897**), p. 19.
— — EHLERS (**1901**), p. 47, pl. IV, fig. 6-13.
Polynoë antarctica GRAVIER (**1906**), p. 31.
? *Polyeunoa lævis* MC INTOSH (**1885**), p. 76, pl. XII, fig. 2 ; pl. XX, fig. 8 ; pl. VII A, fig. 12-13.

LOCALITÉ. — Roy Cove, 16 septembre 1910, dans les crampons de *Macrocystis* rejetés à la côte.

Un seul spécimen mesurant 50 millimètres sur 6 millimètres.

Le prostomium porte des cornes frontales. Les antennes latérales sont à insertion ventrale et leurs articles basilaires sont cachés par le cératophore de l'antenne impaire. Les palpes sont couverts de papilles denses, allongées. Les cirres tentaculaires se terminent en longue pointe fine précédée d'un léger renflement. Ils sont marqués de bandes transversales brunes et garnis de papilles allongées irrégulièrement distribuées, rares sur certains, nombreuses sur d'autres. D'après KINBERG, les cirres sont lisses ; d'après EHLERS, les cirres tentaculaires sont lisses, ou couverts de rares petites papilles. Cet auteur constate, en outre, que les cirres dorsaux des parapodes sont papillifères et les figure d'ailleurs ainsi (pl. IV, fig. 9).

Le nombre des paires d'élytres est de quinze. La région postérieure comprend quarante-deux sétigères sans élytres. Les élytres, sans franges ni papilles, sont ponctuées de petites taches foncées assez clairsemées. Les rares papilles signalées par EHLERS sur les élytres, au voisinage de leur point d'attache, me paraissent plutôt être des cellules glandulaires (?). Sous les élytres, sont accumulés des œufs qui y paraissent incubés.

Les parapodes ont une rame dorsale très réduite munie seulement d'un acicule et d'une ou deux grosses soies en poinçon, courtes, lisses ou très

faiblement épineuses. Au tiers antérieur du corps, ces soies sont au nombre de quatre à six. Les soies ventrales sont du type *Polynoë*. courtes, fortes, épineuses sur le bord et bidentées.

J'observe, comme Ehlers, le grand développement du cirre ventral du premier parapode. Il est de taille inférieure à celle des cirres tentaculaires et, comme eux, il est annelé de brun.

Les papilles néphridiennes (génitales) sont plus marquées en arrière qu'aux premiers segments. Le pygidium porte deux urites assez longs.

La *Polyeunoa laevis* Mc Intosh, considérée par Ehlers comme synonyme, se distinguerait, cependant, de la *Polynoe antarctica* par un nombre d'élytres différent (16 ou 19 au lieu de 15), *des appendices absolument lisses et des soies ventrales unidentées.*

Habitat. — Détroit de Magellan, Terre de Feu, Iles Falkland, côte du Chili, Ile Booth Wandel.

Famille des **SYLLIDIENS** Grube

Genre **SYLLIS** Grube

Syllis brachycola Ehlers

Syllis brachycola Ehlers (**1897**), p. 38, pl. II, fig. 46-47.
— — Gravier (**1906**), p. 20, fig. 14.
— — Ehlers (**1912**), p. 18.
— — Ehlers (**1913**), p. 477.

Localité. — Roy Cove, mer basse, grande marée.

Les deux spécimens recueillis avec les *Potamilla antarctica* sur des *Lessonia* rejetés à la côte sont tronqués postérieurement. Ils sont bien conformes à la description d'Ehlers, mais le plus grand des deux porte, en outre, de longues soies capillaires dorsales, dites soies de puberté. Les articles des serpes des soies composées sont bien ciliés sur le bord, comme les figure Gravier.

Habitat. — Détroit de Magellan, Iles Falkland, Kerguelen, Géorgie du Sud, Antarctique, Booth Wandel, Terre Kaiser Wilhelm, New-Amsterdam.

Genre **SYLLIDES** Œrsted

Syllides articulosus Ehlers

Syllides articulosus Ehlers (**1897**), p. 42, pl. II, fig. 48-52.
— — Ehlers **1912**), p. 18.
— — Ehlers (**1913**), p. 487, pl. XXXI, fig. 4-5.

Localité. — Roy Cove (?), 22 juillet 1910.

Un seul spécimen.

Le prostomium est large, arrondi en avant, et porte quatre gros yeux dont les deux antérieurs sont plus grands et plus écartés. Les palpes sont très écartés, foliacés et recourbés vers la face ventrale. Les appendices céphaliques sont tombés. La trompe, très foncée, est courte et suivie d'un gros proventricule allongé, droit, au moins deux fois plus long que la trompe.

Les cirres tentaculaires et les cirres dorsaux des premiers sétigères sont vaguement et irrégulièrement annelés, mais non articulés. Les suivants sont longs et divisés en courts articles moniliformes. Les soies composées sont nombreuses. Les supérieures ont un article terminal très allongé, tandis que celui des inférieures est beaucoup plus court. La transition est graduelle entre les deux. Toutes les serpes sont bidentées, même les longues des soies dorsales, mais sur ces dernières les dents sont très petites et ne sont bien visibles que sur les soies se présentant exactement de profil. Ces dents, comme le fait remarquer EHLERS, sont d'autant plus nettes que les articles sont plus courts. Les soies composées sont accompagnées d'une soie simple longuement lancéolée, à pointe très effilée.

Les parapodes sont allongés, fendus à l'extrémité et ils portent un grand cirre ventral, bien détaché, plus long que le pied et en forme de foliole ovale.

D'après EHLERS, les serpes supérieures allongées seraient unidentées. Cependant, il figure, pl. II, fig. 51, une longue serpe bidentée.

HABITAT. — Détroit de Magellan, Terre de Feu, Iles Falkland, Kerguelen, Terre de l'Empereur Guillaume II, Victoria du Sud.

Genre **EXOGONE** Œrsted

Exogone heterosetosa Mc Intosh

Exogone heterosetosa MC INTOSH (**1885**), p. 205, pl. XXXIII, fig. 15-16; pl. XXXIV A, fig. 1.
— — EHLERS (**1897**), p. 51, pl. III, fig. 61-65.
— — EHLERS (**1908**), p. 65.
— — GRAVIER (**1911**), p. 45, pl. 1, fig. 3.
— — EHLERS (**1913**), p. 486.
Exogone heterochæta AUGENER (**1913**), p. 247.

LOCALITÉ. — Roy Cove, mer basse, grande marée.

L'unique spécimen, recueilli sur des *Lessonia* rejetés à la côte, est conforme à la description et aux figures d'EHLERS. Les parapodes sont

armés : 1° d'une soie aciculaire à pointe mucronée, 2° d'une soie simple à extrémité spatulée tout à fait caractéristique, 3° de soies composées à serpe unidentée ou faiblement bidentée ; en outre, dans la région postérieure, il s'y mêle de fines soies capillaires signalées par Mc Intosh et revues plus tard par Ehlers (**1913**, p. 486).

Habitat. — Terre de Feu, Iles Falkland, Kerguelen, Iles Marion, Géorgie du Sud, Australie, Antarctique, Petermann, Terre de l'Empereur Guillaume II.

Genre **SPHAEROSYLLIS** Claparède

Sphaerosyllis retrodens Ehlers

Sphærosyllis retrodens Ehlers (**1897**), p. 46, pl. II, fig. 53-57.

Localités. — N° 117, mer basse, grande marée, 21 février 1902. — Roy Cove, 20 juin 1910, sous les pierres, et 16 septembre 1910, dans les crampons de *Macrocystis* rejetés à la côte.

La plupart de ces spécimens ne dépassent guère deux à quatre millimètres. Ils ressemblent beaucoup à la *Grubea rhopalophora*, en compagnie de laquelle ils vivent, mais ils n'ont qu'un cirre au lieu de deux de chaque côté du premier segment. Ils ont généralement six yeux. Les spécimens d'Ushuaia, étudiés par Ehlers, avaient été récoltés dans des crampons d'algues où ils vivaient aussi avec des *Grubea rhopalophora* (Ehlers, **1897**, p. 48 et 55).

Habitat. — Détroit de Magellan, Terre de Feu, Iles Falkland.

Genre **GRUBEA** Quatrefages

Grubea rhopalophora Ehlers

Grubea rhopalophora Ehlers (**1897**), p. 53, pl. III, fig. 66-70.
— — Gravier (**1906**), p. 14.
— — Ehlers (**1913**), p. 487.

Localités. — N° 117, mer basse, grande marée, 21 février 1902. — Roy Cove, 20 juin 1910.

Cette très petite espèce est représentée par quelques spécimens qui étaient mélangés à des *Sphaerosyllis retrodens*, dont elle ne se distingue guère que par la présence au premier segment de deux cirres de chaque côté.

Une femelle porte de gros œufs attachés sur son dos. Ses cirres dorsaux

postérieurs sont allongés et non piriformes. Ehlers et Gravier ont déjà noté ces variations dans la forme des cirres dorsaux.

La plupart des spécimens ont six yeux : quatre gros et deux petits, antérieurs.

Ehlers a trouvé aussi six yeux à ses exemplaires de l'Antarctique. Cette espèce, très voisine de la *Grubea clavata* Claparède, n'en est peut-être qu'une variété.

Habitat. — Kerguelen, Terre de Feu, Iles Falkland, Antarctique.

Genre **AUTOLYTUS** Grube

Autolytus simplex Ehlers

Autolytus simplex Ehlers (1901) p. 97, pl. X, fig. 5-8.
— — Pratt (1901), p. 2.

Localité. — Stanley Harbour, 1902, à mer basse, grande marée.

C'est avec quelques doutes que je rapporte à cette espèce un petit *Autolytus* de 2 mm. 5, sur 0 mm. 3.

Les deux yeux de chaque côté sont très rapprochés et très noirs.

Les antennes, les deux cirres tentaculaires et le cirre dorsal du premier sétigère, sont très longs, presque égaux et irrégulièrement annelés.

Tous les autres cirres dorsaux sont courts, ovoïdes, non articulés, les antérieurs dépassent à peine les soies, les postérieurs sont plus courts. Les serpes des soies composées sont nettement bidentées. Cet exemplaire ne diffère de l'*Autolytus simplex* que par ses antennes et ses cirres tentaculaires plus fortement annelés — Ehlers (1897, p. 97) les indique comme *indistinctement* annelés — et par la présence de soies en alène que cet auteur ne mentionne pas. Ce sont là, il est vrai, de faibles différences, surtout si l'on tient compte de la différence de taille.

Pratt a déjà mentionné cette espèce comme commune sur les frondes de *Macrocystis* aux îles Falkland.

Habitat. — Région de Magellan, Iles Falkland.

Genre **PROCERASTEA** Langerhans

Procerastea Perrieri Gravier

Procerastea Perrieri Gravier (1900), p. 35, pl. XI, fig. 1-17.

Localité. — 1902, B. Stanley Harbour, mer basse, grande marée.

Cet élégant Syllidien ne mesure que 7 mm. sur 0 mm. 4. Il est entier et compte quarante-quatre sétigères. Le corps paraît divisé en deux régions, mais il n'y a pas encore trace de tête ni d'antennes de stolon, seulement, au vingt et unième sétigère, se produit un élargissement assez brusque ; les quatre premiers segments de cette région postérieure, qui en compte vingt-quatre, sont à eux seuls aussi longs que les dix derniers de la région antérieure et leur largeur est presque double. Ensuite, le corps se rétrécit graduellement vers l'extrémité postérieure qui se termine par le pygidium portant deux cirres foliacés.

Le prostomium, arrondi en avant, porte quatre gros yeux à cristallin bien développé. Les trois antennes, dont la médiane est plus longue que les deux latérales, sont ovoïdes, allongées, rétrécies à la base. Les deux cirres tentaculaires du segment achète et celui du premier sétigère sont sub-égaux, de même forme que les antennes, mais plus courtes. Tous les segments suivants sont dépourvus de cirres dorsaux et ventraux. L'aspect de cette région antérieure est exactement conforme aux figures 1 et 4, pl. XI, de Gravier.

Autant qu'on peut en juger par transparence, les dents du trépan sont peu nombreuses. La trompe pharyngienne décrit une boucle au niveau du quatrième sétigère. Les parapodes sont réduits à un mamelon obtus portant les soies. Aux deux ou trois premiers sétigères, il n'y a que des soies simples recourbées en crochet à une ou deux dents et une soie simple en alène. Aux sétigères suivants, apparaissent des soies composées à hampe renflée, à rostre recourbé et à petite serpe à une ou deux dents.

Les soies en alène sont exactement semblables à celles figurées par Gravier. Les soies simples, arquées, ressemblent plutôt à la figure 26 B, pl. VIII de Malaquin ; certaines n'ont, cependant, qu'un rostre unidenté. Les soies composées se rapprochent plutôt de celles figurées par Gravier, mais certaines ont la serpe plus nettement bidentée. Suivant l'angle sous lequel on les considère, ces soies ont d'ailleurs des aspects différents et il est parfois fort malaisé de distinguer une soie en serpe d'une soie simple à rostre bifide. Aussi je crois qu'il ne faut pas attacher une importance exagérée à ces petits détails. Il est bien possible que la *Procerastea Perrieri* ne soit qu'une variété de la *Procerastea Halleziana* Malaquin, bien voisine elle-même de la *Procerastea nematodes* Langerhans.

Habitat. — Manche, Iles Falkland.

Famille des EUNICIENS Grube

Genre MARPHYSA Quatrefages

Marphysa corallina (Kinberg)

(Pl. IX, fig. 50-52).

Nauphanta corallina KINBERG (1857), p. 43, pl. XVII, fig. 24.
Marphysa corallina EHLERS (1901), p. 131, pl. XV, fig. 13-18. (Synonymie et bibliographie).
— — EHLERS (1904), p. 31, pl. IV, fig. 8-12.
— — CROSSLAND (1904), p. 136.
Eunice capensis SCHMARDA (1861), p. 126.
Marphysa aenea EHLERS, (1907), p. 12.

LOCALITÉ. — Roy Cove, 10 mai 1910, à mer basse, en grande marée. 22 juillet 1910.

Les plus grands exemplaires mesurent quinze à vingt centimètres de longueur sur huit millimètres de large. Ils sont tout à fait conformes à la description détaillée d'EHLERS.

Sur un des grands spécimens, les branchies se montrent au quinzième sétigère, elles sont d'abord simples, puis deviennent bifides vers le vingt-cinquième ou le vingt-septième sétigère. Ensuite, après avoir acquis, au maximum, cinq à six filaments, elles redeviennent simples et manquent à l'extrémité postérieure du corps représentant, environ, un dixième de sa longueur.

Les mâchoires présentent la disposition suivante :

		à gauche	à droite
M.	I.	1 grand croc	1 grand croc.
M.	II.	4 dents	5 dents
M.	III.	5 dents	0
M.	IV.	4 dents	6-7 dents
M.	V.	paragnathe	paragnathe

En outre, il existe un paragnathe de chaque côté. Le labre est tel que le figure EHLERS.

Les acicules sont noirs. La soie aciculaire ventrale, à pointe mousse, plus ou moins usée, est jaune plus ou moins foncé. Au faisceau supérieur, les soies capillaires limbées sont accompagnées de nombreuses soies pectinées à pointes latérales sub-égales (pl. IX, fig. 50). Les soies composées du faisceau inférieur ont la serpe bidentée à limbe finement denticulé.

En outre, aux segments postérieurs, on observe une ou deux grosses soies fourchues à trois ou quatre dents assez larges terminées en pointe

fine (pl. IX, fig. 51-52). Ces soies sont beaucoup plus grosses que les soies pectinées, ainsi que l'on peut s'en rendre compte en comparant les figures 50, 51, 52, pl. IX, dessinées à la même échelle. Elles sont insérées à la face antérieure du parapode, à la base du faisceau de soies capillaires. Je n'ai constaté leur présence qu'aux segments postérieurs abranches et à un certain nombre des segments à branchies simples qui précèdent ceux-ci. Elles paraissent manquer aux segments à branchies ramifiées.

Ces soies rappellent celles de la *Marphysa furcellata* Crossland (**1903**, pl. XV, fig . 14), mais elles n'ont que trois ou quatre dents et ne présentent pas de formes intermédiaires passant graduellement aux soies pectinées. Vu leur transparence, leur situation à la base des autres soies qui les masquent, et leur présence seulement aux segments postérieurs, il n'est pas étonnant qu'elles aient, jusqu'ici, échappé à l'observation.

Un petit Eunicien de Roy Cove, mesurant 5 millimètres sur 0 mm. 6, à tête arrondie, portant quatre yeux, mais encore dépourvue d'appendices, me paraît être une forme post-larvaire de *Marphysa corallina*. Les acicules sont noirs et les pieds portent des soies capillaires, des soies articulées à serpe bidentée et une soie aciculaire bidentée.

Ehlers (**1907**, p. 12) considère la *Marphysa corallina* comme synonyme de *Marphysa aenea* Blanchard. Malgré l'examen comparatif d'un spécimen du Chili, fait par Ehlers, cette identification me semble douteuse, vu l'insuffisance des descriptions anciennes, et il me paraît préférable de conserver le nom, bien défini, de *M. corallina*,

Habitat. — Honolulu, Oahu, Iles Chatham, Nouvelle-Zélande, Juan Fernandez, Côtes du Pérou, Calbucco, Iles Falkland. (Cap de Bonne-Espérance ?).

Famille des **NÉRÉIDIENS** Quatrefages

Genre **NEREIS** Cuvier

Nereis Kerguelensis Mc Intosh

Nereis Kerguelensis Mc Intosh (**1885**), p. 225, pl. XXXV, fig. 10-12; pl. XXVI A, fig. 17-18.
— — Ehlers (**1897**), p. 65, pl. IV, fig. 81-93.
— — Ehlers (**1901**), p. 105.
— — Marenzeller (**1902**), p. 15.
— — Gravier (**1906**), p. 29.
— — Ehlers (**1907**). p. 11.
— — Gravier (**1911**), p. 76.
— Ehlers (**1913**), p. 495.

Nereis Kerguelensis AUGENER (1913), p. 164.
— — FAUVEL (1913), p. 61.
— — FAUVEL (1914), p. 167, pl. XII, fig. 14.
— — RAMSAY (1914), p. 42.

LOCALITÉS.— N° 117, 21 février 1902, à mer basse, grande marée. Stanley Harbour, 1902, à mer basse, grande marée.

Le plus grand individu mesure 55 mm. sur 6 mm. Ses cirres tentaculaires semblent, au premier abord, pseudo-articulés ; cet aspect, représenté par EHLERS, est dû à l'action de l'alcool qui a ridé les téguments. J'ai déjà fait la même constatation sur des spécimens des Açores.

Les paragnathes de la trompe sont ainsi répartis : I = 0 ; III = 2 ; VII-VIII = un seul rang de 7 assez gros.

Sur le petit spécimen : I = 1 ; VII-VIII = un rang de 6, plus un très petit paragnathe. Dans les deux cas, les groupes III sont représentés chacun par un seul gros paragnathe et les groupes II, III et IV par des amas plus ou moins nombreux.

Les arêtes du faisceau inférieur de la rame ventrale sont homogomphes.

Cette espèce de l'Antarctique remonte jusqu'aux Açores et même dans la Méditerranée.

HABITAT. — Kerguelen, Géorgie du Sud, Iles Falkland, Magellan, Antarctique, Nouvelle-Zélande, Australie, Canaries, Açores, Méditerranée.

Genre **PLATYNEREIS** Kinberg

Platynereis Magalhaensis Kinberg

(Pl. VIII, fig. 21-22).

Platynereis Magalhaensis KINBERG (1865), p. 177.
— — KINBERG (1857), p. 53, pl. XX, fig. 6.
— — PRATT (1901), p. 2.
— — GRAVIER (1906), p. 28.
Nereis Magalhaensis EHLERS (1897), p. 63. pl. V, fig. 106-107.
— — EHLERS (1901), p. 104. (Synonymie).
Nereis Magalhaensis EHLERS (1897), p. 63. pl. V, fig. 106-107.
— — EHLERS (1901), p. 104. (Synonymie).
— — EHLERS (1908), p. 68.
— — EHLERS (1913), p. 495.
Platynereis antarctica KINBERG (1865), p. 177.
Platynereis patagonica KINBERG (1865), p. 177.
Nereis antarctica VERRILL (1876).
Nereis Eatoni MC INTOSH (1876), p. 320.
— — MC INTOSH (1885), p. 223, pl. XXXV, fig. 5-6.
— — GRUBE (1877), p. 522.
Nereis australis RAMSAY (1914), p. 46.

LOCALITÉS. — N° 61, sous les pierres, dans une anse abritée près de Hookers Point. — N° 115, dans des *Macrocystis* ramenés de deux

brasses de profondeur. — N° 175, dans les crampons de *Lessonia* rejetés à la côte, près du phare, après un coup de vent (23 mars 1902). — Stanley Harbour, draguée à deux brasses. — Whaler Bay, trois brasses (18 mai 1910).

Tous ces spécimens sont atokes et plusieurs atteignent une grande taille. L'un d'eux, mesurant 75 mm. sur 7 mm., est encore renfermé dans un tube membraneux rappelant celui de la *Nereis irrorata* et auquel adhèrent des débris d'algues.

Sur tous les grands individus les paragnathes de la trompe présentent la répartition suivante :

Groupe I = 0.

Groupe II = 0.

Groupe III = 4 rangs transversaux, pectinés.

Groupe IV = 5 à 7 rangs, bien développés.

Groupe V = 0.

Groupe VI = 2 à 3 rangs courts de fins paragnathes.

Groupes VII-VIII = 5 amas à 2 ou 3 rangs.

Sur les jeunes spécimens, les groupes VII et VIII sont très réduits, ou paraissent même manquer, comme à l'exemplaire figuré par Kinberg.

Les cirres tentaculaires les plus longs, rabattus en arrière, atteignent du 5e au 16e sétigère, suivant les individus, et cela sans rapport aucun avec la taille.

Aux derniers sétigères, la languette supérieure de la rame dorsale est très allongée, presque cylindrique et à peine renflée avant l'insertion du cirre dorsal qui est aussi très long.

Ainsi que l'indique Mc Intosh, il n'existe pas de serpe homogomphe à la rame dorsale des derniers sétigères. Cependant, ceci n'est exact que des grands individus. Sur un petit de 8 mm., j'observe, aux 4-5 derniers sétigères, une serpe homogomphe dorsale tout à fait analogue à celle de la *Platynereis Dumerilii*, (pl. VIII, fig. 21-22).

Benham et Ramsay identifient la *Platynereis Magalhaensis* à la *Platynereis australis* Schmarda. Cependant, Ehlers, qui a eu les deux espèces entre les mains, ne semble pas partager cette opinion, car il ne les cite pas comme synonymes (**1901**, p. 104 ; **1904**, p. 26 ; **1913**, p. 495) ; il leur attribue une aire de distribution différente et il fait remarquer qu'à la phase épitoke, la mutation des parapodes a lieu au 26e segment chez la *Nereis Magalhaensis* (**1897**, p. 65) et au 30e chez la *Nereis australis*.

GRAVIER (1906, p. 28), ne semble pas davantage les considérer comme synonymes.

AUGENER (1913, p. 182) n'identifie pas la *Nereis* (*Platynereis*) *australis* à la *Platynereis Magalhaensis* et il ne cite comme habitat de la première que le cap de Bonne-Espérance, la Nouvelle-Zélande et le sud-ouest de l'Australie.

En tout cas, la *Platynereis Magalhaensis* se rapproche étrangement de la *Pl. Dumerilii*. L'armature de la trompe est identique. Mais l'espèce australe atteint une taille beaucoup plus considérable, la languette supérieure des pieds postérieurs est plus allongée, plus cylindrique et surtout moins bossue à la base, à la hauteur des glandes brunâtres qui précèdent l'insertion du cirre. En outre, d'après EHLERS, la mutation des pieds ne se produirait pas au même segment, à la phase épitoke.

La *Platynereis Magalhaensis* adulte n'a pas de soie en serpe homogomphe à la rame dorsale, mais nous avons vu que cette soie existe aux derniers sétigères des jeunes individus (pl. VIII, fig. 21-22). D'ailleurs, chez la *Platynereis Dumerilii*, elle n'existe qu'aux derniers sétigères des grands individus, tandis qu'elle se montre dès le 13e sétigère sur un petit individu de 2 mm. 5, par exemple.

Toutes ces différences n'ont donc peut-être pas grande importance et j'espère que M. RAMSAY, qui étudie les Néréidiens et qui a l'avantage d'avoir entre les mains un matériel considérable, élucidera complètement cette question. En attendant, je conserve la dénomination de KINBERG, la plus ordinairement acceptée [1].

HABITAT. — Détroit de Magellan, Terre de Feu, Iles Falkland, Kerguelen, Iles Marion, Saint-Paul, Puerto-Madryn, Fernando Noronha.

Famille des NEPHTHYDIENS Grube

Genre NEPHTHYS Cuvier

Nephthys macrura Schmarda

(Pl. VIII, fig. 1-3.)

Nepthhys macroura SCHMARDA (1861), p. 91.
Nephthys virgini KINBERG (1865), p. 239.
— — EHLERS (1897), p. 19, pl. I, fig. 9-12.
Nephthys prœtiosa KINBERG (1857-1910), p. 54, pl. XXII, fig. 1.
Nephthys trissophyllus GRUBE (1877), p. 533.

1. Depuis que ces lignes ont été écrites, j'ai appris la mort de M. RAMSAY, tombé glorieusement au champ d'honneur, en Flandre.

Nephthys trissophyllus Mc Intosh (**1885**), p. 159, pl. XXVI, fig. 1-5 ; pl. XXVII, fig. 1-4 ; pl. XXX, fig. 8 ; pl. XIV A, fig. 9-11.
Nephthys macrura Gravier (**1911**), p. 99 (bibliographie).
Nephthys macrura Benham (**1915**), p. 203, pl. XL, fig. 57.

Localités. — Whale Sound, dans le sable, à mer basse, grande marée. — Dragage, 4 brasses, fond de vase. — Stanley Harbour, dragage, 2 brasses. — Shallow Bay, au fond d'un trou dans le sable, mer basse, grande marée, 16 janvier 1911.

Tous ces spécimens ont les lamelles parapodiales bien développées, surtout celle qui surmonte la branchie et qui est ovale avec une pointe mucronée, (pl. VIII, fig. 1-3). Ces pieds correspondent bien à celui représenté par Mc Intosh (**1885**, pl. XXX, fig. 8), pour une variété de Royal Sound (Kerguelen). La ressemblance est également frappante avec la figure 1 F de Kinberg sur la planche XXII récemment rééditée par Théel, représentant la *Nephthys praetiosa*. Les parapodes antérieurs, à lamelle plus acuminée, sont semblables à la fig. I F. de la même espèce (pl. VIII, fig. 1).

La trompe porte des rangées de papilles qui se divisent chacune en arrière en deux rangées divergentes de très petites papilles. L'aspect de la trompe à demi dévaginée est alors tout à fait conforme à la fig. 11, pl. I, d'Ehlers, représentant la *Nephthys virgini*. Quand la trompe est entièrement dévaginée, on aperçoit, à la partie antérieure, quelques papilles, une ou deux, intercalées entre les rangées principales, ainsi que Mc Intosh les représente (**1885**, pl. XXVI, fig. 4-5).

Le prostomium porte à sa base deux groupes de nombreux ocelles, très petits, tels que les représente Ehlers (**1897**, pl. I, fig. 10). Sur certains spécimens, conservés dans le formol, ces ocelles sont à peine visibles. Le pygidium se termine par un très long cirre anal impair.

Les soies correspondent aux figures de Mc Intosh et de Kinberg.

Ehlers ayant examiné l'exemplaire type de la *Nephthys macrura* de Schmarda assimile à cette espèce la *N. virgini* Kinberg et la *Nephthys trissophyllus* de Grube. La description de Schmarda est tellement succincte et sa figure du parapode tellement fantaisiste que, sans la comparaison avec son type, cette identification eût paru fort douteuse.

D'ailleurs, Ehlers fait remarquer la grande variabilité des lamelles parapodiales et pour s'en convaincre, il suffit de comparer les différentes figures qui ont été données des parapodes par Schmarda, Kinberg, Mc Intosh et Ehlers.

Aux synonymes déjà indiqués par Ehlers j'ajouterai la *Nephthys prœtiosa* de Kinberg, dont les figures représentent fort exactement cette espèce.

Mais le nom de Schmarda : *Nephthys macrura*, datant de 1861, a la priorité sur celui de Kinberg.

Habitat. — Détroit de Magellan, Terre de Feu, Iles Falkland, Kerguelen, Nouvelle-Zélande, Iles Déception, Antarctique, Côtes du Chili, Embouchure de la Plata.

Famille des **GLYCÉRIENS** Grube

Genre **GLYCINDE** Müller

Glycinde armata (Kinberg)

Epicaste armata Kinberg (1865), p. 247.
Goniada armata Ehlers (1868), p. 703.
Glycinde armata Arwidsson (1898), p. 54, pl. III, fig. 50-51.
— — Ehlers (1901), p. 161.

Localités. — Roy Cove, septembre 1910, dans le sable. — N° 85, à l'intérieur d'une vieille coquille de *Chione evalbida*.

Ces deux spécimens sont à peu près de même taille : 45 à 50 mm., sur 3 mm. de diamètre.

Le prostomium à neuf anneaux porte, à son extrémité, quatre petites antennes. Sur la trompe à demi dévaginée du plus petit individu, on voit les deux longues bandes de papilles cornées caractéristiques, mais les mâchoires ne sont pas sorties.

Les deux yeux situés sur l'article basilaire du prostomium sont encore visibles, bien que fortement décolorés.

Le plus grand individu a environ 150 sétigères, l'autre en a 120, sans compter une vingtaine de segments postérieurs régénérés, dont les derniers, très petits, ne peuvent être comptés.

Les soies dorsales se montrent vers le 30e-33e sétigère. Au 40e, les deux rames sont bien constituées et commencent à s'écarter, mais c'est vers le 72e-75e qu'elles sont largement séparées l'une de l'autre.

Les soies dorsales aciculaires, à rostre recourbé surmonté d'une sorte de plumet épineux, ressemblent à celles de l'*Eone Nordmanni*.

Arwidsson a donné une description détaillée de cette espèce.

Habitat. — Terre de Feu, Détroit de Magellan, Iles Falkland.

Famille des SPIONIDIENS Sars

Genre SPIOPHANES Grube

Spiophanes Bombyx (Claparède)

Spio Bombyx Claparède (1870), p. 485, pl. XII, fig. 2.
Spiophanes Bombyx Mesnil (1896), p. 249, pl. XV, fig. 1-31.
Spiophanes Verrilli Webster et Benedict (1881), p. 728, pl. VI, fig. 65-72.

Localité. — N° 117, à mer basse, grande marée, 21 février 1902.

L'exemplaire unique, complet, mais en deux tronçons, mesure 18 mm. sur 1 mm. 5. Le prostomium a des prolongements latéraux bien développés, il porte quatre yeux noirs disposés en trapèze à grande base antérieure et se termine postérieurement par une petite pointe relevée verticalement. La trompe, en partie dévaginée, est bosselée à la face dorsale.

La région antérieure, correspondant aux quatre ou cinq premiers sétigères, est aplatie, tandis que le reste du corps est arrondi.

Aux quatre premiers sétigères, la lamelle dorsale est longue et redressée verticalement, la lamelle ventrale, plus courte et plus triangulaire, est aussi redressée verticalement et rapprochée de la face dorsale. A partir du 5e sétigère, la lamelle ventrale est réduite à une crête latérale peu saillante. Les lamelles dorsales allongées en lanière et redressées verticalement persistent jusqu'à l'extrémité postérieure qui se termine par un pygidium pourvu de deux cirres filiformes assez longs.

Sur chaque segment, on remarque, à la face dorsale, une crête ciliée transversale allant d'une lamelle à l'autre.

Les soies dorsales sont capillaires, finement limbées. Elles sont plus allongées dans la région postérieure du corps.

Au premier sétigère, on remarque, parmi les soies capillaires de la rame ventrale, une soie arquée plus grosse que les autres, assez caractéristique et déjà signalée par Claparède et Mesnil. Au delà du 10e sétigère, probablement vers le 15e, les soies capillaires ventrales sont remplacées par une rangée un peu oblique de soies bidentées encapuchonnées, accompagnées d'une grande soie en alène un peu recourbée et finement ponctuée.

Du 5e au 15e sétigère, et surtout du 5e au 9e, les parapodes sont fortement renflés en bourrelet transversal et ceux de cette région que j'ai exa-

minés renferment des glandes filières contenant un paquet de fins filaments chitineux contournés, désignés par CLAPARÈDE sous le nom de « soies bacillaires ».

On peut juger par la description ci-dessus que l'Annélide des Falkland correspond exactement à la description du *Spiophanes Bombyx*, tel que CLAPARÈDE et MESNIL nous l'ont fait connaître.

J'ai d'ailleurs comparé ce spécimen à des exemplaires des côtes du Calvados et je n'ai pu noter aucune différence entre eux. Même les soies sont exactement semblables et il y a concordance dans les plus petits détails.

Le *Spiophanes Verrilli* WEBSTER et BENEDICT me paraît être aussi la même espèce. Les figures de ces auteurs s'appliquent bien au *Spiophanes Bombyx*, mais les glandes filières semblent leur avoir échappé et c'est probablement par erreur qu'ils signalent l'apparition des soies à crochet au 6e sétigère, à moins qu'il ne s'agisse d'un jeune individu, comme le suppose MESNIL.

HABITAT. — Manche, Méditerranée, Iles Falkland, Côte orientale des Etats-Unis (?).

Genre **POLYDORA** Bosc

Polydora ciliata (Johnston)

Polydora ciliata MESNIL (1896), p. 219 (bibliographie).

LOCALITÉ. — N° 49, dans une coquille de *Trophon geversianus*.

La columelle et le test de cette coquille étaient creusés dans leur épaisseur de nombreuses galeries en U à branches très rapprochées contenant encore une Polydore ne différant en rien de la *Polydora ciliata* des côtes de la Manche. Plusieurs de ces galeries renfermaient, au voisinage de l'ouverture antérieure, une large bande jaunâtre d'œufs ou d'embryons collés en masse compacte au-dessus de la face dorsale de l'Annélide. La plupart de ces larves n'ont que trois sétigères et quatre gros yeux noirs.

HASWELL (1885, p. 274) a déjà observé cette espèce en Australie où elle cause des dégâts importants aux huîtres.

HABITAT. — Mers arctiques, Atlantique nord, Manche, Mer du Nord, Baltique, Méditerranée, Australie, Iles Falkland.

Polydora polybranchia Haswell

(*non* Carazzi, *nec* Mesnil)

(Pl. VIII, fig. 13-20)

Polydora polybranchia Haswell (1885), p. 275.
— — Ehlers (1897), p. 87, (1904), p. 44.
— — Ehlers (1907), p. 14.
— — Pratt (1190), p. 11.

Localité. — N° 117, mer basse, grande marée, 21 février 1902.

La taille de cette espèce est relativement grande pour une *Polydora*, les quelques spécimens recueillis mesurent au moins 25 mm. sur 2 mm. de diamètre et comptent environ soixante-quinze à quatre-vingt-dix sétigères.

Le prostomium allongé est séparé par un profond sillon médian en deux lobes, ou cornes, plus ou moins divergentes, suivant les individus, et surplombant l'ouverture buccale (pl. VIII, fig. 15-16). En arrière, le prostomium se prolonge en crête saillante sur l'extrémité postérieure de laquelle est inséré un tubercule conique, incliné en avant et comprimé latéralement, qui se prolonge en carène jusqu'à l'extrémité du 2e sétigère (pl. VIII, fig. 15.)

Les yeux, très petits, parfois indistincts, sont au nombre de deux à quatre.

Le prostomium est encore pointillé de pigment brunâtre disposé en traînées longitudinales. Autour du 1er sétigère, ainsi qu'entre les deux suivants, on remarque encore des bandes transversales de pigment bleu-verdâtre foncé.

Au 1er sétigère, les deux rames sont bien formées *et il existe un faisceau dorsal de cinq à six soies capillaires bien développées* et des soies ventrales un peu plus courtes, plus nombreuses et plus serrées, disposées en rangée oblique.

La première branchie apparaît au 2e sétigère, où elle est déjà très développée, plus longue même que celles du 3e et du 4e sétigère (pl. VIII fig. 16). Les branchies persistent sur presque tout le corps, au moins jusqu'au 70e sétigère, puis elles disparaissent assez brusquement et manquent aux 10-15 derniers segments (pl. VIII, fig. 14). L'anus est en fente verticale limitée par un épais bourrelet formant un bord renflé, circulaire, quand il est bien ouvert.

Les soies dorsales sont capillaires, finement limbées. Les ventrales,

aux segments antérieurs, sont disposées sur deux rangées dont l'antérieure, un peu plus courte, est formée de soies ponctuées, tandis que les soies de la rangée postérieure sont un peu arquées et finement limbées.

Au 5e sétigère, il n'existe pas de dorsales supérieures capillaires, mais une double rangée oblique de grosses soies caractéristiques. La rangée postérieure comprend 4-5 grosses soies dorées, recourbées en croc à pointe mousse dirigée vers la face dorsale (pl. VIII, fig. 20). Elles ne paraissent pas creusées en cuiller. La rangée antérieure, parallèle à la précédente et la touchant, est composée de 5 grosses soies à extrémité renflée, creusée en coupe, du fond de laquelle s'élève un cône surbaissé, à surface finement épineuse (pl. VIII, fig. 18-19). Ces soies correspondent à la description d'Haswell, mais elles diffèrent un peu de celles figurées par Mesnil, dont le cône interne est formé de fibrilles serrées, mais conservant une certaine indépendance, ce qui les fait désigner par cet auteur sous le nom de soies en pinceau.

A l'extrémité de la rangée, on remarque souvent quelques soies de remplacement encore incomplètement développées (pl. VIII, fig. 13). Le 5e sétigère porte, en outre, une double rangée oblique de soies ponctuées et de soies capillaires analogues à celles des segments précédents, mais un peu plus courtes.

Au 7e sétigère, apparaissent les soies encapuchonnées dont le nombre peut atteindre dix ou douze. La hampe de ces soies n'est que faiblement renflée, les deux dents terminales sont longues, aiguës et forment un angle relativement peu ouvert (pl. VIII, fig. 17).

Les tentacules sont relativement grands, contournés, fortement creusés en gouttière à bords minces, froncés. Ils ont échappé à Haswell, ce qui n'a rien d'étonnant, vu la facilité avec laquelle ils se détachent sans laisser de traces facilement visibles.

Haswell parle d'une gouttière étroite allant de la bouche au 3e segment. Il n'indique pas s'il s'agit de la face dorsale ou ventrale. Je n'ai rien observé d'analogue.

A part cela, les spécimens des îles Falkland — où cette espèce a déjà été signalée par Ehlers (**1897**, p. 87) et par Pratt (**1901**, p. 11), — correspondent bien à la diagnose d'Haswell. Malheureusement, la description en est un peu sommaire et n'est pas accompagnée de figures. Haswell n'indique pas s'il y a des soies dorsales au 1er sétigère.

Carazzi et Mesnil ont retrouvé à Naples et aux environs de Cherbourg une *Polydora* qu'ils ont identifiée à celle d'Haswell et qui ressemble

singulièrement aux spécimens que je viens de décrire, mais qui en diffère par un point important : l'absence de soies dorsales au 1er sétigère [1]. Si l'on attribue à ce caractère une importance spécifique, il faut admettre que l'espèce européenne et celle des Falkland sont différentes. Il est bien probable que cette dernière est la même que celle décrite d'Australie par HASWELL et je crois pouvoir lui conserver, jusqu'à plus ample information, le nom de *Polydora polybranchia*. Mais il y aurait lieu peut-être de donner un nom nouveau à l'espèce de Naples et de la Manche.

HABITAT. — Australie, Iles Falkland, Détroit de Magellan, Terre de Feu.

Famille des **ARICIENS** Aud.-Edw.

Genre des **SCOLOPLOS** Blainville

Sous-genre *SCOLOPLOS*

Scoloplos Kerguelensis Mc Intosh

(Pl. VIII, fig. 23-25.)

Scoloplos Kerguelensis MC INTOSH (**1885**), p. 355, pl. XLIII, fig. 6-8 ; pl. XXIIA, fig. 19.
— — WILLEY (**1902**), p. 275.
— — GRAVIER (**1911**), p. 108, pl. V, fig. 60-63 (bibliographie).
— — EHLERS (**1913**), p. 522.
— — AUGENER (**1914**), p. 26.

LOCALITÉ. — Roy Cove, 22 juillet 1910.

Avec les *Marphysa corallina*, se trouvaient cinq petits Ariciens de 4 à 7 mm. sur 0 mm. 5 à 0 mm. 6, comptant trente à quarante sétigères, environ.

Le prostomium conique est bien plus arrondi à l'extrémité que celui du *Scoloplos armiger*. Sur quelques spécimens, il présente encore à sa base quelques traces de pigment jaunâtre. Le segment buccal qui lui fait suite est achète et assez long.

La région antérieure, composée de dix à douze sétigères à soies longues et fines, n'est pas aplatie, mais plutôt arrondie. Elle ne porte ni franges ni papilles ventrales.

Aux neuf premiers sétigères, les cirres (ou lamelles) dorsaux et ventraux sont sub-égaux, coniques, assez larges, comme sur la fig. 7, pl. XLIII de MC INTOSH, représentant le 8e sétigère, mais bien plus courts que sur

1. M. F. MESNIL ayant eu l'obligeance de m'envoyer des spécimens de l'Anse Saint-Martin (Manche) je puis confirmer l'absence de soies dorsales au 1er sétigère des individus de cette provenance. Je n'ai malheureusement pu réussir à m'en procurer de Naples.

la fig. 6 reproduisant la partie antérieure de l'animal, où ils sont indiqués beaucoup plus filiformes et plus rapprochés l'un de l'autre.

Dans cette région antérieure, les deux rames portent également de longues soies capillaires à plaquettes, paraissant crénelées quand elles sont vues de profil et offrant des aspects très variables suivant l'angle sous lequel on les considère. Ces soies sont, d'ailleurs, du type très commun chez les Ariciens et n'ont rien de caractéristique.

A partir du 9e sétigère, on voit apparaître, à la rame dorsale, une ou deux soies fourchues, pectinées, comme on en a déjà signalé chez plusieurs Ariciens (pl. VIII, fig. 23-24), (*Aricia acustica*, *A. Chevalieri*).

Au 10e ou 11e sétigère, les soies capillaires de la rame ventrale deviennent moins nombreuses et on y voit apparaître une ou deux soies aciculaires dont l'extrémité, légèrement recourbée, est parfois bidentée (pl. VIII, fig. 25).

Les branchies apparaissent vers le 18e-20e sétigère. Elles sont déjà très développées au 20e-22e, relevées verticalement, et persistent sans diminuer sensiblement de taille jusqu'à l'extrémité postérieure.

Le pygidium est divisé par une fente verticale en deux lobes arrondis portant à leur face dorsale deux petits cirres filiformes.

Dans la région branchiale, le cirre dorsal diminue, et, à partir du 10e sétigère, le cirre ventral se réduit à un court mamelon obtus.

Ces spécimens des Falkland diffèrent de ceux de Mc Intosh par un développement moindre des cirres dorsaux et ventraux, surtout après la région antérieure, et par l'apparition de la première branchie au 18e sétigère au lieu du 12e, mais il faut tenir compte de leur taille plus petite et de la difficulté de déterminer exactement le segment où se montrent des branchies, parfois rudimentaires.

Les spécimens de l'Antarctique que Gravier rapporte avec doute au *Scoloplos Kerguelensis* n'avaient la première branchie qu'au 13e sétigère, mais déjà très développé au 22e, comme sur les spécimens des îles Falkland. Ces derniers se rapprochent aussi de ceux de Gravier par la réduction de leurs rames postérieures.

La présence de soies fourchues à la rame dorsale, de soies aciculaires bidentées aux rames ventrales postérieures, la forme différente des rames pédieuses et de leurs appendices, le prostomium beaucoup plus arrondi, distinguent nettement cette espèce du *Scoloplos armiger* et ne permettent pas de la considérer comme la forme jeune de ce dernier.

AUGENER, qui signale la présence du *Scoloplos armiger* en Australie, considère aussi les deux espèces comme bien distinctes.

HABITAT. — Kerguelen, Terre de Feu, Iles Falkland, Antarctique.

Genre SCOLOPLOS Blainville

Sous-Genre *NAINEREIS* Blainville

Nainereis marginata (Ehlers)

Forma juvenis

(Pl. VIII, fig. 26-33.)

Aricia marginata EHLERS (1897), p. 95, pl. VI, fig. 150-156.
— — WILLEY (1902), p. 275, pl. XLV, fig. 4.
— — EHLERS (1908), p. 116.
— — EHLERS (1912), p. 23.
— — EHLERS (1913), p. 521.

LOCALITÉ. — Roy Cove, mer basse, grande marée.

Ce petit Aricien de 5 mm. sur 0 mm. 5 présente les caractères suivants :

Le prostomium est conique, arrondi à l'extrémité, le segment buccal est un peu plus large et plus court. Les branchies sont déjà bien développées au 6e sétigère, bien que je n'en puisse voir de traces aux segments précédents (pl. VIII, fig. 32). Elles restent longues et dressées verticalement sur une vingtaine de segments, puis diminuent de taille et paraissent manquer aux sétigères postérieurs encore rudimentaires. Le pygidium est divisé par une fente verticale en deux lobes arrondis (pl. VIII, fig. 33.) Le nombre des segments sétigères est de 30 à 35 ; les derniers, très petits, sont indistincts.

A la région antérieure et aux premiers segments branchifères, la rame dorsale porte un cirre cylindrique redressé verticalement. A la rame ventrale, il n'existe qu'un court mamelon, bientôt indistinct aux segments suivants. On ne distingue ni franges, ni papilles ventrales.

La région antérieure comprend treize sétigères. Elle n'est pas sensiblement aplatie.

Les soies dorsales sont longues, fines, capillaires, crénelées, du type courant chez les Ariciens (pl. VIII, fig. 26-27.) A partir du 4e sétigère, il s'y mêle une soie plus courte, un peu plus grosse, presque droite ou légèrement arquée, crénelée sur un de ses bords et terminée en pointe mousse (pl. VIII, fig. 28). Je n'ai pas vu de soies en fourche. A la rame ventrale, on observe des soies capillaires semblables à celles de la rame dorsale,

mais moins nombreuses et accompagnées de trois ou quatre soies aciculaires courtes, robustes, courbées en S, à extrémité en croc, parfois denticulées sur leur bord convexe (pl. VIII, fig. 29-30). A partir du 14[e] sétigère, les soies capillaires disparaissent de la rame ventrale qui ne porte plus que trois, deux, puis une seule soie aciculaire (pl. VIII, fig. 31).

EHLERS (**1897**, p. 95) mentionne un fragment d'*Aricia*, provenant de Port Stanley, îles Falkland, dont la région antérieure ne comprend que dix-sept segments, dont les cinq premiers sétigères sont abranches.

Plus tard, EHLERS (**1913**, p. 521) a rapproché cette forme de l'*Aricia marginata*, se demandant si elle n'en est pas simplement un stade jeune.

Le petit spécimen de Roy Cove me semble bien être la forme jeune de l'*Aricia marginata*. Il en a le prostomium arrondi, la région antérieure à treize sétigères sans cirres ventraux, les branchies commençant au 6[e] sétigère et les rames ventrales postérieures réduites à des soies aciculaires. Seulement, les membranes latérales de l'*Aricia marginata* ne sont pas encore développées, ce qui est dû, sans doute, tout simplement, à la jeunesse de l'individu.

Si l'on adopte les vues de MESNIL sur la classification des Ariciens, cette espèce rentre dans le genre *Scoloplos*, caractérisé principalement par l'absence de franges ventrales ; et son prostomium arrondi la classe dans le sous-genre *Nainereis*.

Cette espèce est assez voisine de la *Nainereis acustica*, dont elle se distingue par l'absence de soies en fourche, et, probablement, par l'absence d'otocystes, bien qu'un simple examen par transparence ne m'ait pas permis de vérifier ce dernier point.

HABITAT. — Kerguelen, Iles Falkland, Géorgie du Sud, Cap Adare, Terre de l'Empereur Guillaume II.

Famille des **CIRRATULIENS** Carus

Genre **AUDOUINIA** Quatrefages

Audouinia filigera (Delle Chiaje)

Audouinia filigera CLAPARÈDE (**1868**), p. 267, pl. XXIII, fig. 3.
Audouinia filigera EHLERS (**1901**), p. 183.
Audouinia Chiajei MARENZELLER (**1887**), p. 18.
Cirratulus australis GAY (*fide* EHLERS).

LOCALITÉ. — N° 117, 21 février 1902, à mer basse, grande marée.

Les quelques spécimens de cette espèce, dont les plus grands mesurent

environ 40 mm. sur 5 mm., ne diffèrent pas de ceux que l'on recueille dans la Méditerranée.

Le prostomium obtus présente à sa base des taches pigmentaires, plus ou moins nettes, de forme et d'intensité variables, mais il n'y a pas d'yeux véritables.

Les trois premiers segments sont achètes, en réalité ces trois anneaux post-céphaliques ne représentent, sans doute, qu'un long segment buccal tri-annelé.

Les branchies commencent au premier sétigère. Les filaments tentaculaires forment deux groupes bien séparés, insérés transversalement sur le 4e sétigère et s'étendant souvent, à la fois, sur le 4e et le 5e. Ils sont canaliculés.

Sur un individu, le 3e sétigère porte, à gauche, deux branchies, une longue, normale, et une petite, très courte, située plus dorsalement.

EHLERS (1897, p. 111) a déjà constaté une anomalie semblable.

Les branchies sont insérées au-dessus des pieds, à une distance des soies dorsales supérieure à celle qui sépare les deux rames.

Les soies aciculaires sont grosses et brunâtres. Elles se montrent entre le 28e et le 36e sétigère, à la rame dorsale ; vers le 21e-25e, à la rame ventrale.

Cette espèce a déjà été recueillie à la Terre de Feu.

HABITAT. — Méditerranée, Atlantique, Golfe de Guinée, Cap de Bonne-Espérance, Terre de Feu, Iles Falkland, Côtes du Chili, Golfe Persique.

Genre **CIRRATULUS** Lamarck

Cirratulus cirratus (O. F. Müller) (1)

(Pl. VIII, fig. 12).

Cirratulus cirratus MALMGREN (1867), p. 205.
Cirratulus cirratus CUNNINGHAM (1888), p. 643, pl. XXXVIII, fig. 9 ; pl. XXXIX, fig. 9.
Cirratulus borealis (LAMARCK) ŒRSTED (1843), p. 43.
Cirratulus borealis JOHNSTON (1865), p. 210.
Cirratulus borealis KEFERSTEIN (1862), p. 120, pl. X, fig. 19-22.
Promenia jucunda KINBERG (1865), p. 254 et (1857-1910), p. 64, pl. XXV, fig. 2.
— — EHLERS (1897), p. 113 et (1901), p. 185.
— — PRATT (1901), p. 12.
Promenia fulgida EHLERS (1897), p. 114, pl. VII, fig. 174-176.
Promenia fulgida EHLERS (1913), p. 539.

LOCALITÉS. — Roy Cove, 20 juin 1910, à marée basse, sous les pierres. — N° 49, dans la columelle de *Trophon geversianus*.

1. Pour la bibliographie détaillée, voir MALMGREN et CUNNINGHAM *loc. cit.*

Un des petits spécimens de Roy Cove était logé dans les interstices des tubes de *Potamilla antarctica*, enfoncés dans une éponge. L'individu le plus grand mesure 16 mm. sur 2 mm., ses branchies et ses filets tentaculaires, rabattus sur le dos et fortement emmêlés, y retiennent une masse assez considérable de jeunes larves de 2 mm. de longueur, ne possédant encore que douze sétigères. Les yeux sont au nombre de deux seulement. Le premier sétigère porte quatre appendices gros et courts : deux branchies et deux filets tentaculaires ressemblant à de gros palpes (pl. VIII, fig. 12). Les pieds antérieurs portent des soies capillaires et des soies aciculaires, d'abord minces et droites, ensuite plus grosses et plus arquées. Les six ou sept derniers sétigères n'ont que des soies aciculaires, deux, puis une seulement, à chaque rame. Les trois ou quatre segments rudimentaires précédant le pygidium sont encore achètes.

Les adultes correspondent, en tout point, à la description et aux figures d'Ehlers concernant la *Promenia fulgida*.

Le prostomium a la même forme, porte également deux rangées un peu obliques de quatre à huit yeux, plus ou moins rapprochés, parfois presque concrescents. Les trois premiers segments achètes, souvent bi-annelés à la face dorsale, ont exactement la même disposition.

Les branchies commencent au 1er sétigère et existent presque jusqu'à l'extrémité postérieure, présentant d'ailleurs une longueur très variable d'un segment à l'autre. Les filets tentaculaires *canaliculés* sont disposés en rangée transversale au premier sétigère. Il existe aux rames dorsales et ventrales des soies aciculaires et des soies capillaires et ces dernières persistent jusqu'aux derniers sétigères. Il est difficile de se rendre compte d'une façon certaine du segment où apparaissent les soies aciculaires, mais elles m'ont paru se montrer dès le 6e sétigère à la rame ventrale et un peu plus postérieurement à la rame dorsale ; on sait d'ailleurs que ce caractère varie avec la taille de l'animal et nous avons vu qu'aux stades post-larvaires les soies aciculaires se montrent dès les premiers sétigères.

Le spécimen qui incubait des jeunes entre ses branchies a bien l'aspect court et ramassé figuré par Ehlers, mais d'autres sont bien plus allongés ; question de fixation, sans doute.

Je ne puis me rendre compte pour quelle raison Ehlers a décrit comme une espèce nouvelle cette *Promenia fulgida* qui ne me paraît se distinguer en rien de la *Promenia jucunda* Kinberg. La diagnose de Kinberg est sommaire, en effet, mais elle ne contient aucune indication ne s'appliquant également à l'espèce d'Ehlers. En outre, la fig. 2 de sa

planche XXV, récemment rééditée par Théel, permet de l'identifier ; les branchies, il est vrai, ne sont pas figurées, mais elles sont clairement mentionnées dans le texte sous le nom de « *branchiæ tentaculares* » et Ehlers, d'après l'examen de spécimens de la Terre de Feu, du Détroit de Magellan, et des îles Falkland, fait remarquer très justement que les filets tentaculaires appartiennent plutôt au bord antérieur du premier sétigère qu'au bord postérieur du 3e segment achète.

D'autre part, le genre *Promenia* Kinberg rentre dans le genre *Cirratulus*.

En examinant les spécimens des îles Falkland, j'ai été immédiatement frappé de la ressemblance de la *Promenia jucunda* avec le *Cirratulus cirratus*, si commun sur nos côtes de la Manche et de l'Océan, où il vit dans les mêmes conditions : dans le sable vaseux, sous les pierres, dans les fentes des rochers, les interstices des *Lithothamnion*.

En comparant, côte à côte, des spécimens des environs de Cherbourg et du Croisic à ceux des îles Falkland, je n'ai pu réussir à trouver entre eux aucune différence notable. Le *Cirratulus cirratus* a le même prostomium, les mêmes rangées transversales d'yeux, également trois segments achètes disposés de la même façon, biannelés à la face dorsale, quand l'animal est contracté, le premier limitant alors les côtés de la bouche, le deuxième formant la lèvre postérieure.

En réalité, Cunningham a montré (**1888**, p. 644) que ces trois anneaux représentent seulement un long segment buccal annelé superficiellement. Le *Cirratulus cirratus* a aussi une rangée transversale de filets tentaculaires *canaliculés* insérée au premier sétigère, segment où commencent aussi les branchies. Les soies sont semblables, les soies capillaires persistent jusqu'à l'extrémité postérieure, les soies aciculaires se montrent vers le 10e-12e sétigère, à la rame ventrale ; vers le 20e-23e, à la rame dorsale. Il n'est pas jusqu'à l'anus subdorsal qui ne soit semblable. A taille égale, le nombre des segments est le même : 75 à 120. Enfin, j'ajouterai que les colorations si variables de la *Promenia fulgida*, décrites par Ehlers, se retrouvent toutes sur le *Cirratulus cirratus*.

L'espèce australe ne se distingue donc de celle de l'hémisphère boréal par aucun caractère permettant d'en faire même une simple variété, car l'incubation interbranchiale, que l'on rencontre si fréquemment chez les Annélides antarctiques, est une simple adaptation à des conditions communes, qui nous échappent, du reste.

De Saint-Joseph (**1894**, p. 45) distinguait le *Cirratulus borealis*

Lamarck du *C. borealis* Keferstein, sous prétexte que ce dernier n'aurait pas de soies aciculaires à la rame dorsale. Keferstein, il est vrai, ne signale pas ces soies à la rame dorsale, mais il s'agit évidemment d'une simple omission de l'auteur.

Keferstein a décrit cette espèce d'après des spécimens de Saint-Vaast-la-Hougue, où il l'avait rencontrée en très grande abondance dans la vase, sous les pierres. J'en ai également recueilli de très nombreux spécimens, *dans la même localité*, correspondant bien, par ailleurs, à la description de Keferstein, mais je leur ai toujours trouvé des soies aciculaires dorsales à partir du 20[e]-25[e] sétigère.

Caullery et Mesnil (**1898**, p. 110) ont fait la même constatation et identifié le *Cirratulus borealis* Keferstein au *Cirratulus cirratus* O. F. Müller. C'est, en effet, ce nom plus ancien qui doit prévaloir.

Habitat. — Mers Arctiques, Manche, Atlantique, Terre de Feu, Détroit de Magellan, Iles Falkland, Géorgie du Sud, Kerguelen.

Famille des **FLABELLIGÉRIENS** Saint-Joseph

Genre **FLABELLIGERA** Sars

Flabelligera affinis M. Sars [1]

Flabelligera affinis Malmgren (**1867**), p. 193.
Flabelligera induta Ehlers (**1897**), p. 105, pl. VII, fig. 168-173.
— — Ehlers (**1901**), p. 179.
Flabelligera luctator (Stimpson) Marenzeller (**1887**), p. 15, pl. 1, fig. 6.
— — Willey (**1904**), p. 266.

Localité. — N° 117, 21 novembre 1902, à mer basse, en grande marée.

Les spécimens, de taille moyenne, ont une quarantaine de sétigères. Le dos est convexe, le côté ventral aplati. La bouche entr'ouverte laisse sortir deux gros palpes et l'extrémité des branchies qui paraissent nombreuses. C'est la seule différence avec la description d'Ehlers qui indique des branchies peu nombreuses. Tout le reste de la description de la *Flabelligera induta* s'applique aux individus ci-dessus, mais, je dois dire qu'elle s'applique également bien à des spécimens de *Flabelligera affinis* de la Manche que j'ai examinés comparativement. Ceux-ci ont également des branchies nombreuses, quinze à vingt de chaque côté, minces, filiformes, *très caduques*, et de longueur fort variable. Les deux espèces ont

1. Pour la synonymie de *Flabelligera affinis* voir de Saint-Joseph (**1894**), p. 97.

les mêmes papilles de deux sortes, des soies dorsales identiques et de grands crochets ventraux présentant les mêmes variations de forme et de striation. Bref, je ne puis trouver aucun caractère constant permettant de distinguer ces deux formes qui me paraissent devoir être réunies en une seule espèce.

Willey n'a pas davantage réussi à distinguer la *Flabelligera luctator* du cap de Bonne-Espérance de la *Flabelligera affinis* et je partage son opinion à cet égard. Je ne crois même pas que l'on puisse en faire une variété distincte, les caractères indiqués par Marenzeller se retrouvant sur les spécimens de la Manche.

Habitat. — Mers arctiques, Manche, Méditerranée, Atlantique, Cap de Bonne-Espérance, Géorgie du Sud, Iles Falkland, Magellan.

Famille des **CHÉTOPTÉRIENS** Audouin et M.-Edwards

Genre **PHYLLOCHÆTOPTERUS** (Grube, Claparède, *char. emend.*)

Phyllochætopterus socialis Claparède

(Pl. IX, fig. 44-47. Fig. 1).

Phyllochætopterus socialis Claparède (**1868**), p. 345, pl. XXI, fig. 1.
— — — Roule (**1896**), p. 457.
Phyllochætopterus fallax Claparède (**1868**), p. 350, pl. XXI, fig. 2.
— — — Fauvel (**1914**), p. 267.
Phyllochætopterus pictus Crossland (**1903**), p. 174, pl. XVI, fig. 5-9.
— — — Ehlers (**1908**), p. 113.
— — — Ehlers (**1913**), p. 521.
— — — Augener (**1914**), p. 51.

Localité. — N° 175, sur une espèce de *Lessonia* rejetée à la côte, près du phare, après un coup de vent, 23 mars 1902.

Les tubes, collés les uns aux autres, contournés d'une façon capricieuse, sont d'un blanc jaunâtre un peu opaque et deviennent translucides à leur partie antérieure qui est plus ou moins irrégulièrement annelée tandis que le reste du tube ne l'est que peu ou pas.

De ces tubes, je n'ai pu extraire que des fragments assez nombreux de l'habitant. La partie antérieure de l'animal est plus ou moins fortement teintée par des ponctuations brun rougeâtre, principalement sur les tentacules, la tranche buccale, le prostomium, et la face ventrale des segments thoraciques. On remarque souvent un écusson blanchâtre se détachant sur ce fond plus sombre. A la face dorsale, on voit aussi, parfois, une tache foncée à la base des parapodes thoraciques. L'en-

semble de ces taches forme alors, de chaque côté de la gouttière dorsale, une large bande brunâtre.

Mais la pigmentation paraît très variable. Les deux bandes dorsales manquent parfois complètement et la coloration de la région antérieure peut devenir très faible.

Le prostomium, à bord antérieur arrondi, aminci, se prolonge, en arrière, en carène saillante. Il porte deux yeux noirs en avant des tentacules antérieurs qui sont gros, contournés, canaliculés et relativement courts. Les tentacules postérieurs sont très petits. Le nombre des sétigères thoraciques paraît assez variable. J'en compte de dix à treize, le plus souvent, onze ou douze.



FIG. I. *Phyllochætopterus socialis*. *a*, soie falciforme thoracique d'un spécimen des Falkland. × 250. — *b*, soie falciforme thoracique d'un spécimen de Naples. × 250.

Vu le mauvais état des fragments retirés des tubes, je ne puis compter les segments de la région intermédiaire que sur un petit nombre d'individus. J'en observe six et huit *au moins*. La disposition des rames ventrales, des lamelles branchiales et des rames dorsales bifides est exactement conforme à la fig. 6, pl. XVI de CROSSLAND.

La région postérieure compte un grand nombre de sétigères à rame dorsale claviforme, redressée, comme chez tous les Phyllochétoptères.

Les soies thoraciques dorsales sont de deux sortes : les unes lancéolées, les autres en spatule asymétrique à pointe recourbée plus ou moins longue. Les plus dorsales de ces soies asymétriques sont larges et courtes, tandis que les inférieures ont la pointe allongée, falciforme et finement pectinée, surtout aux derniers sétigères thoraciques, (fig. I, *a*).

Au 4e sétigère, il existe, en outre, une soie géante jaunâtre un peu incurvée et présentant un léger étranglement en forme de col avant l'extrémité distale faiblement renflée et creusée en coupe, dont le bord se relève, d'un côté, en grosse dent mousse flanquée de deux autres plus petites et plus pointues qui la relient au bord opposé moins élevé et ondulé (pl. IX, fig. 46-47).

Les soies dorsales de la région intermédiaire sont très fines et comme incluses dans les téguments. Celles de la région postérieure sont réduites

à une seule soie lancéolée, dans chaque rame, dont elle occupe l'axe et qu'elle dépasse à peine.

Les uncini, finement denticulés, sont disposés en rangées empiétant les unes sur les autres, comme les représente CLAPARÈDE.

Ces Phyllochétoptères correspondent bien à la description et aux figures de CROSSLAND concernant le *Phyllochætopterus pictus*. Ils ont mêmes tubes agrégés, même pigmentation, mêmes soies falciformes pectinées, et sensiblement le même nombre de segments pour la région antérieure et la région intermédiaire. D'après CROSSLAND, ces chiffres varient de douze à seize pour la première et de trois à neuf pour la seconde. La bouche présente aussi souvent l'aspect d'une fente verticale bordée de deux lèvres latérales en bourrelet.

La seule différence que je puisse noter, c'est que la soie géante du 4e sétigère est un peu moins arquée et a un col moins rétréci (pl. IX, fig. 46-47).

Je crois donc bien avoir eu la même espèce entre les mains. Mais, d'autre part, j'ai comparé les spécimens des îles Falkland à de nombreux individus du *Phyllochætopterus socialis* de Naples et ils ne m'en paraissent pas spécifiquement distincts. Comme l'a d'ailleurs constaté CROSSLAND, les deux espèces ont de nombreux caractères communs : 1° des tubes contournés et agrégés, faiblement annelés ; 2° deux yeux ; 3° une seule soie géante au 4e sétigère ; 4° une région antérieure plus ou moins pigmentée.

J'ajouterai que le nombre des segments antérieurs varie dans les mêmes limites; ainsi, sur des spécimens de Naples, j'en compte douze à quatorze, le plus souvent treize, comme sur ceux des Falkland. La région intermédiaire en compte souvent neuf aussi. D'après la description de CROSSLAND, le *Phyllochætopterus pictus* se distinguerait donc du *Phyllochætopterus socialis* : 1° par sa pigmentation ; 2° par sa bouche en fente verticale ; 3° par sa soie géante arquée ; 4° par ses soies falciformes pectinées au dernier sétigère thoracique.

La pigmentation semble fort variable. Les spécimens de Naples en présentent des traces très nettes à la région antérieure et le *Phyllochætopterus fallax* CLAP., dont CROSSLAND admet, ainsi que ROULE, l'identité avec le *P. socialis*, possède des taches transversales brunes sur les grands tentacules et des raies brunes au 1er et au 6e sétigère. Sa coloration se rapproche donc fortement de celle du *P. pictus*. Sur ce dernier, d'ailleurs, je constate aussi des variations. Certains spécimens des îles Falkland ont

des bandes dorsales de taches brunes très marquées, tandis qu'elles manquent complètement sur d'autres. Les tentacules sont annelés de brun comme ceux du *P. fallax*.

D'après CLAPARÈDE, la bouche du *P. socialis* « s'ouvre en avant comme un large entonnoir à bords très charnus ». Sur mes spécimens de Naples, j'observe une bouche de forme variable suivant la contraction de l'animal. Tantôt l'ouverture en est presque carrée, entourée de bourrelets charnus, tantôt son orifice est semi-circulaire, parfois, enfin, il est en fente verticale flanquée de deux lèvres saillantes. Ces différents aspects d'un orifice contractile n'ont donc aucune importance spécifique.

La soie géante, tridentée, du *P. pictus* est arquée, ce que l'on n'observerait que chez cette espèce, d'après CROSSLAND. Sur les spécimens des îles Falkland, ce caractère est un peu moins accentué que sur la fig. 9 *a*, pl. XVI de CROSSLAND, néanmoins, il est assez net (pl. IX, fig. 46-47) ; mais il n'est pas spécial à cette forme, car on le retrouve également chez le *P. socialis* de Naples. Il suffit de comparer les figures 44-45 et 46-47, pl. IX, représentant les soies géantes de ces derniers spécimens et de ceux des Falkland pour constater leur identité.

Enfin, les soies falciformes à extrémité pectinée, du dernier segment thoracique du *P. pictus*, ne sont pas davantage spéciales à cette espèce. Disons tout de suite qu'elles se rencontrent, non seulement au dernier, mais à tous les segments thoraciques après le 4e ou le 5e. On observe, dans chaque pied, une transition graduelle entre ces soies inférieures falciformes et les supérieures en spatule plus large, à pointe courte. Sur le *P. socialis* de Naples, on retrouve les mêmes soies, graduées de la même façon, seulement, sur mes spécimens de cette provenance, plus petits que ceux des îles Falkland, les très fines épines garnissant le bord concave de l'extrémité de la soie ne sont visibles qu'avec un objectif à immersion (fig. I, *b*).

En résumé, il m'est impossible de trouver un seul caractère véritablement distinctif entre le *Phyllochætopterus pictus* et le *P. socialis*. La pigmentation du premier ne permet même pas d'en faire une variété australe, puisqu'elle est des plus variables entre les individus d'une même colonie et qu'elle se retrouve, à peu près identique, sur le *P. fallax*, simple forme de grande taille du *P. socialis*.

ROULE avait déjà montré l'identité de ces deux espèces de CLAPARÈDE. J'avais hésité à les réunir à cause de la différence de forme des tubes et du nombre des segments thoraciques et intermédiaires, plus élevé chez

le *P. fallax*, dont les soies géantes sont aussi un peu différentes. Maintenant que j'ai observé un plus grand nombre de spécimens et que j'ai constaté, comme ROULE et CROSSLAND, la variabilité de ces caractères, et tous les passages intermédiaires, je n'hésite plus à considérer le *P. fallax* comme la forme âgée du *P. socialis*.

Les trois espèces sont donc à réunir sous le nom plus ancien de *Phyllochætopterus socialis* Claparède.

HABITAT. — Méditerranée, Atlantique, Cap de Bonne-Espérance, Zanzibar, Iles Falkland, Australie.

Famille des **CAPITELLIENS** Grube

Genre **NOTOMASTUS** Sars

(?) **Notomastus latericeus** Sars [1]

Notomastus latericeus EHLERS (1897), p. 117.
— — EHLERS (1901), p. 188. (1908), p. 130.

LOCALITÉ. — N° 53, Whale Sound, à mer basse.

Un gros fragment de 64 mm. sur 3 mm. semble bien appartenir à cette espèce qui a déjà été signalée, dans l'hémisphère austral, à l'île Bouvet, dans le détroit de Magellan, à Punta Arenas, à Ushnia, au Cap de Bonne-Espérance. Malheureusement, il ne reste plus, indépendamment d'un assez grand nombre de segments abdominaux, que les six derniers thoraciques, de sorte que je ne puis être absolument certain de l'identification.

Famille des **ARÉNICOLIENS** Audouin et M.-Edwards

Genre **ARENICOLA** Lamarck

Arenicola assimilis Ehlers, var. **affinis** Ashworth

Arenicola assimilis EHLERS (1897), p. 103.
Arenicola assimilis var. *affinis* ASHWORTH (1912), p. 124, fig. 56-57 ; pl. X, fig. 29 ; pl. XIII, fig. 45 (bibliographie)
Arenicola Claparedii PRATT (*non* LEVINSEN) (1901), p. 12.

LOCALITÉ. — Stanley Harbour, mer basse, grande marée, 1902.

L'unique spécimen est une forme post-larvaire au stade *Clymenides*, mesurant seulement 6 mm. sur 0 mm. 3. Le nombre des sétigères est de dix-neuf ; il n'y a pas encore trace de branchies. Le prostomium porte

1. Pour la bibliographie, voir de SAINT-JOSEPH 1894, p. 117.

deux yeux. Je n'ai pas vu avec certitude les otocystes, mais à ce stade ils ne sont guère décelables que par la méthode des coupes.

Ashworth (1903) a déjà étudié les stades post-larvaires de cette espèce sur des spécimens provenant également des îles Falkland et qui ont été mentionnés par Pratt sous le nom d'*Arenicola Claparedii*.

Habitat. — Magellan, Iles Falkland, Kerguelen, Cap de Bonne-Espérance, Tasmanie, Nouvelle-Zélande, Iles Macquarie, Géorgie du Sud.

Famille des **MALDANIENS** Savigny

Genre **LUMBRICLYMENELLA** Arwidsson

Lumbriclymenella robusta Arwidsson

Lumbriclymenella robusta Arwidsson (1911), p. 3, pl. I, fig. 1-4 ; pl. II, fig. 32-36.

Localité. — N° 53, Whale Sound, dans le sable, au bas de l'eau en grande marée.

Il n'a été recueilli qu'un seul individu de cette espèce. Ce spécimen, entier, mesure environ 100 mm. sur 3 mm. 5. La tête, le segment buccal et un segment rudimentaire, très faiblement pigmentés et plus étroits que le reste du corps, sont régénérés. Les organes nucaux et le pigment céphalique ont bien la disposition particulière représentée par Arwidsson. Sur les deux premiers sétigères, il existe encore des traces très nettes de pigmentation brunâtre formant un dessin à la face dorsale. Ces trois premiers sétigères portent des soies dorsales capillaires et un gros aiguillon ventral. Ils sont suivis de quinze autres sétigères munis d'uncini à la rame ventrale. Le corps se termine par trois segments achètes précédant l'anus et un peu plus allongés que sur la fig. 4 d'Arwidsson. L'anus, dorsal, dont l'entrée est légèrement plissée, s'ouvre à l'extrémité d'une sorte de languette un peu aplatie et recourbée vers le haut.

Les soies correspondent bien à la description et aux figures d'Arwidsson. Les soies capillaires sont de deux sortes, les unes, à limbe plus développé d'un côté que de l'autre, se terminent en pointe relativement courte, les autres, plus minces, plus étirées, ont l'extrémité curieusement striée. Les soies aciculaires des premiers sétigères sont presque droites et robustes. Les soies à crochet n'ont rien de bien caractéristique.

Normalement, cette espèce a dix-neuf sétigères : quatre antérieurs à soies aciculaires et quinze à uncini denticulés, à barbules sous-rostrales.

Le spécimen ci-dessus a bien quinze uncinigères normaux, mais il n'a

que trois segments antérieurs à soies aciculaires, par suite du traumatisme qui s'est produit entre le 1er et le 2e sétigère. La partie régénérée comprend la tête, le buccal et un segment peu marqué destiné à remplacer le premier sétigère, mais qui ne porte encore, d'un côté, que deux soies rudimentaires dont l'extrémité seule commence à faire saillie au dehors. En comptant ce segment régénéré, on arrive au chiffre normal de dix-neuf sétigères.

Le genre nouveau *Lumbriclymenella* ne se distingue réellement du genre *Lumbriclymene* que par la forme différente de ses fentes nucales, disposées en V à pointe antérieure, au lieu d'être arrondies en arc, et par son anus un peu plus dorsal. Ce sont là vraiment de bien minces différences pour justifier la création d'un genre nouveau. Leur valeur semblerait plutôt d'ordre spécifique.

HABITAT. — Géorgie du Sud, Iles Falkland.

Genre **CLYMENE** Savigny (Saint-Joseph, *char. emend.*)

Clymene Kerguelensis Mc Intosh

(Pl. IX, fig. 48-49).

Praxilla Kerguelensis MC INTOSH (**1885**), p. 405, pl. XLVI, fig. 7 ; pl. XXV A, fig. 6.
Clymene (*Praxilla*) *Kerguelensis* EHLERS (**1897**), p. 122, pl. VII, fig. 180-182.
Praxillella antarctica ARWIDSSON (**1911**), p. 19, pl. I, fig. 12-15 ; pl. II, fig. 42-43.

LOCALITÉ. — N° 53, Whale Sound, dans le sable au bas de l'eau, en grande marée.

Un spécimen, auquel il ne manque que les derniers segments postérieurs, mesure, environ, 63 mm. sur 4 mm. Il est accompagné d'un fragment d'un autre individu comprenant du 3e au 10e sétigère.

Les organes nucaux forment deux fentes parallèles s'étendant sur presque toute la longueur de la plaque céphalique. Le limbe, assez élevé, porte une échancrure de chaque côté ; en outre, il est incisé, au milieu de son bord postérieur.

Sous le prostomium, on distingue, de chaque côté, un assez grand nombre d'ocelles foncés, *très petits* et très écartés les uns des autres, de sorte qu'on ne les distingue qu'avec un assez fort grossissement et beaucoup d'attention.

La trompe, en partie dévaginée, est globuleuse, translucide et couverte de taches blanchâtres opaques qui semblent indiquer la place de papilles atrophiées ou disparues. Le segment buccal et le premier sétigère, un

peu renflés, présentent tout à fait l'aspect figuré par Ehlers (**1897**, pl. VII, fig. 181-182). Les trois premiers sétigères sont assez courts et séparés par de profondes constrictions annulaires. Grâce à cette contraction de l'animal, le bord du 4e sétigère forme une saillie assez marquée simulant une collerette. Au 8e sétigère, les soies occupent le milieu du segment, tandis qu'à partir du 9e, elles sont insérées à sa partie postérieure.

Le nombre des sétigères est de dix-neuf, les segments suivants manquent malheureusement.

Les trois premiers sétigères portent dorsalement des soies capillaires et ventralement de grosses soies aciculaires à pointe presque droite dépourvue de denticules. La hampe, enfoncée dans les téguments, est beaucoup plus grosse et reliée au bec de la soie par une sorte de col conique légèrement étranglé (pl. IX, fig. 49). Du côté gauche, ces soies aciculaires sont au nombre de deux au premier sétigère, deux au deuxième, cinq au troisième. Aux autres segments, la rame ventrale porte une rangée de soies à crochet du type ordinaire, à gros rostre recourbé surmonté, au vertex, de trois dents de grosseur décroissante et de plusieurs fins denticules (pl. IX, fig. 48). Les barbules sous-rostrales, assez grosses, fortement incurvées, se recourbent en avant du rostre, ou bien de chaque côté de celui-ci qui les divise alors en deux faisceaux latéraux. Dans un même parapode, on observe ces deux dispositions variant d'une soie à l'autre sans aucune règle. Certains de ces uncini sont exactement semblables à celui figuré par Arwidsson (**1911**, pl. II, fig. 43) pour la *Praxillella antarctica*.

Les soies capillaires sont de deux sortes. Les unes, assez fortes, sont limbées, avec le limbe plus développé d'un côté que de l'autre. Elles sont incurvées à l'extrémité et se terminent par une longue pointe sinueuse, très fine, garnie de très petites épines. Les autres soies, plus minces, à peine limbées d'un côté, ont la pointe plus courte, mais plus nettement bipectinée.

L'animal, conservé dans le formol, est entièrement décoloré. Traité par le vert d'iode, il montre des bandes et des plaques de cellules glandulaires réparties comme l'indique Arwidsson.

En somme, ce spécimen correspond bien à la description détaillée donnée par Arwidsson de sa *Praxillella antarctica* de la Terre de Graham. Il n'en diffère que par quelques détails sans importance : l'échancrure postérieure du limbe céphalique est plus marquée, les papilles de la trompe manquent et il y a des ocelles.

Par contre, ces caractères s'accordent bien avec la description donnée par Ehlers (**1897**, p. 122, pl. VII, fig. 180-182) de la *Clymene Kerguelensis* de la Terre de Feu.

La forme de la tête est la même, avec le limbe bien échancré en arrière et les organes nucaux en fente très allongée. Ehlers a aussi constaté la présence d'ocelles. Le 4e sétigère ne forme pas une véritable collerette, mais en simule une par suite de la contraction de l'animal qui en rend le bord antérieur saillant en bourrelet. Ehlers fait remarquer que les papilles de la trompe, très nettes sur les petits spécimens, manquent sur les gros.

Il ne me semble pas douteux que le spécimen ci-dessus appartienne bien à la même espèce que les exemplaires d'Ehlers, de la Terre de Feu. D'autre part, nous avons vu qu'ils correspondent aussi à la *Praxillella antarctica* d'Arwidsson. Cet auteur, d'ailleurs, assimile son espèce à celle d'Ehlers avec quelques doutes. Elle n'en diffère, en réalité, que par l'absence d'ocelles, car Arwidsson lui-même fait remarquer que la contraction de l'animal peut simuler une collerette dans la région antérieure. Nous avons vu que les papilles de la trompe peuvent manquer chez les vieux individus. Quant aux ocelles, ils sont tellement petits sur notre spécimen qu'ils peuvent facilement échapper à l'attention et il est probable qu'il y a là un caractère assez variable, insuffisant, en tout cas, pour séparer deux espèces.

Je suis, pour ma part, convaincu que l'espèce d'Ehlers et celle d'Arwidsson n'en font qu'une. Reste à savoir quel nom elle doit porter. Arwidsson, même dans le cas où leur identité serait admise, prétend supprimer le nom de *Clymene Kerguelensis* sous prétexte que la description de Mc Intosh étant trop incomplète on ne peut lui rapporter avec certitude l'espèce d'Ehlers. Comme dans la description de Mc Intosh, je ne vois aucun caractère *important* qui ne puisse s'appliquer à l'espèce d'Ehlers et comme on ne l'a confondue, jusqu'ici, avec aucune autre espèce, je ne vois pas de raison de rejeter le nom de Mc Intosh, qui a la priorité, surtout maintenant qu'Ehlers a complété la description de l'espèce sous ce nom.

La *Clymene Kerguelensis* Mc Intosh, *sensu* Ehlers, est parfaitement reconnaissable et le nom de *Praxillella antarctica*, synonyme et plus récent, doit disparaître.

Mc Intosh décrit les soies aciculaires de la *Clymene Kerguelensis* comme légèrement obliques à l'extrémité, ce qui est parfaitement exact des

spécimens des îles Falkland. Vus de face, ces aiguillons correspondent exactement à la figure 42. pl. II, d'ARWIDSSON, mais de profil, on voit que leur pointe est, en effet, un peu oblique. (pl. IX, fig. 49) D'ailleurs, pour qui a pu observer la variabilité d'aspect de soies semblables, suivant l'âge et l'usure, ce caractère est sans valeur aucune.

La *Clymene Kerguelensis* GRAVIER (**1908**, p. 203), de la mer Rouge, à limbe découpé postérieurement en huit festons, paraît être une espèce différente, car elle n'a que trois anté-anaux achètes et semble dépourvue de collerette.

HABITAT. — Kerguelen, Terre de Graham, Terre de Feu, Iles Falkland.

Clymene minor (Arwidsson)

Praxilla assimilis MC INTOSH (**1885**), p. 406, pl. XLVI, fig. 9 ; pl. XXVA, fig. 7.
Clymene (Praxilla) assimilis EHLERS (**1897**), p. 123, pl. VIII, fig. 183-186.
— — — EHLERS (**1908**), p. 132.
Clymenella minor ARWIDSSON (**1911**), p. 24, pl. I, fig. 17-22 ; pl. II, fig. 44-46.

LOCALITÉS. — N° 53. Whale Sound, dans le sable, au bas de l'eau, en grande marée. — N° 85. A l'intérieur d'une coquille de *Chione evalbida* morte. — N° 117, mer basse, grande marée.

Le spécimen n° 53 se trouvait dans le même flacon que la *Clymene Kerguelensis* et la *Lumbriclymenella robusta*, ayant été ramassé au même endroit, dans le sable.

Il était encore renfermé dans un tube cylindrique de grains de sable quartzeux translucides lui donnant une coloration d'un blanc un peu laiteux. La longueur de l'Annélide est d'environ 65 mm. avec un diamètre de 3 mm. Elle était entière, mais la partie postérieure a été rompue en la dégageant du tube.

Les exemplaires n° 85, au nombre de trois, sont tous de petite taille, 18 à 28 mm. de long sur 1 à 1 mm. 2 de diamètre. Ils présentent des parties régénérées.

Le grand spécimen n° 53 a des fentes nucales bien plus courtes que la *Clymene Kerguelensis*. Les groupes d'ocelles, de chaque côté de la face inférieure du prostomium, sont nettement marquées. Le limbe céphalique, incisé sur les côtés, ne présente qu'une faible échancrure postérieure. Les trois premiers sétigères portent dorsalement des soies capillaires et ventralement des soies aciculaires au nombre d'une ou deux au premier sétigère, deux au deuxième, trois à cinq au troisième. Le bord anté-

rieur du 4e sétigère forme une collerette peu marquée, l'animal étant mort comprimé dans son tube. En écartant son rebord, on voit cependant qu'il emboîte assez fortement le 3e sétigère. On aperçoit encore les traces de bandes transversales brunâtres alternant avec des anneaux blancs de lait aux 5e, 6e, 7e et 8e sétigères.

Le nombre total des sétigères est de dix-huit, suivis de trois segments anté-anaux achètes. Le pygidium est en forme d'entonnoir dont les bords sont découpés en une trentaine de cirres alternativement longs et courts, l'un d'eux formant un cirre ventral impair plus long que tous les autres. L'anus s'ouvre à l'extrémité d'une grosse papille conique, striée longitudinalement, qui s'élève du fond de l'entonnoir.

Les soies aciculaires de trois premiers sétigères ont le rostre plus recourbé que celles de la *Clymene Kerguelensis* et elles portent, au vertex, de faibles traces de denticules usés.

Les soies à crochet des quinze sétigères suivants diffèrent assez peu de celles de la *Cly. Kerguelensis,* le rostre est un peu plus aigu et plus recourbé et les barbules sous-rostrales, plus fines et plus nombreuses, l'entourent de chaque côté. Mais ce caractère est loin d'être constant, et, comme chez l'espèce précédente, on trouve, dans la même rangée d'uncini, des barbules recourbées sous le rostre et d'autres relevées de chaque côté.

Les soies capillaires ont un limbe bien développé d'un côté et leur pointe fine est bipectinée. Il s'y mêle, à certains segments, d'autres soies non limbées très fines.

Des petits spécimens no 85, l'un, mesurant 28 mm. sur 1 mm., compte dix-huit sétigères, dont les trois premiers avec aiguillons ventraux, et trois anté-anaux achètes, comme les figure Arwidsson (**1911**, pl. I, fig. 19).

Les deux autres sont régénérés. L'un, mesurant 24 mm. sur 1 mm., a une partie antérieure beaucoup plus étroite, composée seulement de la tête et de deux sétigères portant des aiguillons ventraux au nombre de 2-1 au premier et 1-1 au second. Le 3e sétigère, beaucoup plus large, un peu engaînant, pourvu de véritables uncini, représente vraisemblablement le 4e sétigère de l'animal avant sa mutilation et la régénération. Cette partie primitive est formée de treize sétigères. La partie postérieure, régénérée comme la partie antérieure, se compose de cinq segments dont les deux premiers, encore dépourvus de soies dorsales, portent chacun, de chaque côté, un tore glandulaire avec une rangée de 4-5 uncini à peine sortis des téguments. Les trois derniers segments sont achètes et pré-

cèdent l'entonnoir anal à papilles longues et courtes, dont une plus longue ventrale.

Le nombre total des sétigères est donc de dix-sept seulement, le premier segment régénéré n'ayant pas encore de soies.

Orlandi (**1903**) a décrit des régénérations céphaliques analogues sur des *Clymene* de la Méditerranée.

Le troisième spécimen, de 18 mm. de long sur 1 mm. de diamètre, a la partie antérieure régénérée. La tête, assez petite, ne porte pas encore d'yeux, les fentes nucales sont allongées, le limbe, à peine formé, présente cependant déjà des traces des trois entailles. Après le segment buccal, le premier sétigère, rudimentaire, montre des tores encore dépourvus de soies ; ensuite viennent deux segments longs et étroits portant chacun deux aiguillons de chaque côté. Ces soies aciculaires, à pointe arquée, ont deux denticules au vertex. Le quatrième segment, beaucoup plus large, engaine cette partie antérieure régénérée. Il est muni d'une rangée d'uncini. La partie moyenne du corps se compose de treize sétigères, elle est suivie de cinq segments régénérés, achètes, précédant l'anus et encore rudimentaires, serrés les uns contre les autres.

Nous trouvons donc en tout quinze sétigères, mais en comptant le 1er segment à tores rudimentaires et les deux premiers postérieurs régénérés, nous aurions dix-huit sétigères et deux anté-anaux achètes, nombres caractéristiques de l'espèce.

Les spécimens n° 117 sont encore plus petits. Ils n'ont que 7 à 8 mm. mais sont déjà bien caractérisés ; ils ont des ocelles, le 4e sétigère engainant, dix-huit sétigères et trois anté-anaux.

En comparant cette description avec celle de la *Clymenella minor* d'Arwidsson, provenant également des îles Falkland, il est facile de se rendre compte qu'il s'agit bien de la même espèce.

Elle me paraît également se rapporter à l'espèce de la Terre de Feu décrite par Ehlers sous le nom de *Clymene* (*Praxilla*) *assimilis*, dont elle a le nombre de sétigères et de segments achètes, les courtes fentes nucales et les groupes d'ocelles et aussi l'entonnoir anal. La seule différence c'est qu'Ehlers représente le limbe céphalique sans échancrure postérieure et qu'il mentionne l'absence de collerette au 4e sétigère. Il est vrai que l'échancrure dorsale de la collerette est assez variable et qu'elle est parfois fort réduite, ainsi que je l'ai constaté sur certains spécimens. La fig. 183 d'Ehlers paraît représenter un quatrième sétigère engainant le troisième. Quand l'animal est mort dans son tube, la collerette est peu visible. Aussi,

je crois qu'il n'y a pas lieu d'attacher grande importance à ces petites divergences, probablement plus apparentes que réelles, et je pense que l'on peut, sans grande crainte d'erreur, considérer la *Clymene assimilis* Ehlers (*non* Mc Intosh ?) et la *Clymenella minor* Arwidsson comme synonymes.

Mais lequel des deux noms doit lui être attribué ?

Ici se posent les mêmes difficultés que pour la *Clymene Kerguelensis*.

En ce qui concerne le nom spécifique, je crois préférable d'adopter le nom de *minor* proposé par Arwidsson, car l'identité de la *Praxilla assimilis* d'Ehlers et de l'espèce antérieurement décrite par Mc Intosh sous ce nom me paraît, en effet, des plus douteuses.

Verrill (**1900**), appliquant la loi de priorité avec cette rigueur abusive contre laquelle on a tant protesté au Congrès international de Zoologie de Monaco, a changé le nom générique *Clymene*, employé sans interruption depuis Savigny (**1817**), en celui de *Euclymene* ; il l'a, en outre, divisé en deux sous-genres : *Euclymene* et *Praxillela*, qu'Arwidsson a ensuite élevés au rang de genres en y ajoutant encore *Heteroclymene* et *Pseudoclymene*. J'ai déjà dit plusieurs fois ce que je pense de cette multiplication abusive des divisions génériques dont l'utilité est fort contestable dans des groupes aussi homogènes et renfermant, en somme, un nombre d'espèces restreint. On finit ainsi par donner au genre une acception tellement restreinte qu'on n'y peut plus faire rentrer les espèces nouvelles et que force est de créer, pour chacune d'elle, ou peut s'en faut, un genre nouveau. Au lieu de donner comme caractères génériques une foule de menus détails d'importance purement spécifique, il conviendrait de ne conserver qu'un nombre restreint de caractères plus généraux pour désigner les genres. Les coupures artificielles basées sur des caractères peu importants s'imposent dans les genres à espèces extrêmement nombreuses, comme on en rencontre chez les Mollusques et les Insectes. Ce sont des jalons permettant de se reconnaître dans cette foule d'espèces peu différentes. Mais, chez les Polychètes, où le nombre des espèces est toujours très restreint dans des groupes bien tranchés, en général, cette multiplication des genres et des sous-genres n'a que des inconvénients, sans présenter d'avantages. Les auteurs se mettant rarement d'accord sur ces coupures artificielles, il en résulte une véritable confusion, sans profit pour la science.

Ainsi, pour en revenir à notre Clyménien, nous voyons un spécialiste comme Arwidsson assez embarrassé de lui appliquer un nom générique ;

ce n'est qu'avec doute qu'il le range dans le genre *Clymenella* VERRILL.

Il me semble beaucoup plus simple et plus rationnel d'en revenir au genre plus compréhensif *Clymene*, tel que son sens a été précisé par DE SAINT-JOSEPH et ORLANDI. Inutile d'ajouter que je n'adopte pas la nouvelle dénomination *Euclymene* proposée par VERRILL, car c'est bien ici un des cas où il y a lieu de suspendre l'application de la loi de priorité, ainsi qu'il en a été décidé au Congrès de Monaco.

Je désigne donc cette espèce sous le nom de *Clymene minor* ARWIDSSON.

HABITAT. — Terre de Feu, Iles Falkland (Kerguelen ? ?).

Famille des TÉRÉBELLIENS Grube

Genre NICOLEA Malmgren

Nicolea chilensis (Schmarda)

(Fig. II.)

Physelia (Terebella) chilensis SCHMARDA (1861), p. 40, pl. XXV, fig. 200.
Physelia Agassizii KINBERG (1866), p. 345.
Nicolea Agassizi WILLEY (1902), p. 279.
Nicolea gracilibranchiis MARENZELLER (1884), p. 207, pl. II, fig. 2.
Nicolea chilensis EHLERS (1901), p. 209 (bibliographie).
— — EHLERS (1912), p. 28 et (1913), p. 559.

LOCALITÉS. — N° 178, dans des crampons de *Macrocystis* rejetés à la côte. — Roy Cove, 10 septembre 1910, dans les *Macrocystis*.



FIG. II. *Nicolea chilensis*. *a*, deux uncini d'une rangée thoracique double. × 330. — *b*, *c*, uncini abdominaux, de face et de profil. × 330.

Un petit spécimen mesure 22 mm. sur 4 mm. Un autre, de 32 mm. sur 5, était encore renfermé dans un tube muqueux orné de petits graviers et de *Spirorbis*.

Les branchies sont au nombre de deux paires, dont l'antérieure est plus grande que la suivante. Elles sont ramifiées en dichotomie.

Le nombre des sétigères thoraciques est de dix-huit, les uncini apparaissent au 2e sétigère. Les boucliers thoraciques sont au nombre de quinze. Sur un des spécimens, je compte dix-huit segments abdominaux précédant un anus terminal arrondi, sans cirres ni papilles. Il n'y a pas d'yeux céphaliques ni de lobes

latéraux antérieurs. On remarque une papille saillante au-dessus des parapodes du 3e et du 4e sétigère. Les soies sont caractéristiques (fig. II, *a*, *b*, *c*).

Ces spécimens correspondent bien à la description détaillée d'EHLERS qui a déjà signalé cette espèce aux îles Falkland.

HABITAT. — Terre de Feu, Chili, Iles Falkland, Juan Fernandez, Terre de l'Empereur Guillaume II, Nouvelle-Zélande, Iles Auckland, Philippines, Japon.

Genre LEPREA Malmgren

Leprea streptochæta Ehlers

Leprea streptochæta EHLERS (1897), p. 130, pl. VIII, fig. 203-205.
— — EHLERS (1901), p. 208.
— — EHLERS (1913), p. 560.

LOCALITÉ. — N° 113, dans un débris de coquille de Gastéropode.

L'unique spécimen de cette espèce est d'assez petite taille et très contourné sur lui-même.

Il n'a pas d'yeux céphaliques. Les branchies, au nombre de deux paires, sont courtes, épaisses, très ramifiées. La deuxième paire est sur le 2e sétigère. Les uncini commencent au 3e sétigère. Le nombre des sétigères thoraciques est de dix-huit.

Du 4e sétigère (2e uncinigère) au 10e (8e uncinigère), on remarque une papille saillante entre la rame dorsale et la rame ventrale, ce qui est bien conforme à la figure 203, pl. VIII d'EHLERS, dont le texte indique, cependant, ces papilles du 3e au 9e bourrelet. Ces papilles correspondent probablement aux néphridiopores servant en même temps d'orifices génitaux.

Les soies capillaires dorsales se terminent en longue pointe élargie et dentelée tout à fait caractéristique.

Les boucliers thoraciques sont au nombre d'une quinzaine.

La seule différence que je puisse relever avec la description et les figures d'EHLERS, c'est que le spécimen ci-dessus a dix-huit sétigères thoraciques au lieu de dix-sept, mais on sait que ces variations sont fréquentes chez les Térébelliens.

HABITAT. — Terre de Feu, Iles Falkland, Kerguelen.

Genre **THELEPUS** Leuckart (*sensu* de Saint-Joseph)

Thelepus setosus (Quatrefages)

(Fig. III-VI)

Phenacia setosa QUATREFAGES (1865), T. II, p. 376.
— — GRUBE (1869), p. 110 et (1870), p. 332.
Thelepus setosus SAINT-JOSEPH (1894), p. 230, pl. IX, fig. 259-262.
— — SOUTHERN (1914), p. 124.
Terebella thoracica GRUBE (1870), p. 508.
Neottis spectabilis WERRILL (1875).
Thelepus spectabilis EHLERS (1897), p. 133; (1900), p. 221; (1901 *a*), p. 268; (1901 *b*), p. 210; (1908), p. 146; (1913), p. 561.
— — PRATT (1901), p. 14.
— — GRAVIER (1906), p. 53.
— — AUGENER (1914), p. 99.
Neottis antarctica MC INTOSH (1876), p. 321; (1885), p. 472, pl. LII, fig. 1.
Thelepus Mc Intoshii GRUBE (1877), p. 534.
Thelepus thoracicus GRAVIER (1911), p. 218, pl. IV, fig. 228-229.
— — AUGENER (1914), p. 98.

LOCALITÉS. — N° 53, Whale Sound, dans le sable, à mer basse, grande marée. — N° 61, anse abritée près de Hookers Point, sous les pierres. — N° 117, 21 février 1902, mer basse, grande marée. — Stanley Harbour, 1902, mer basse, grande marée. — Roy Cove, 20 juin 1910, mer basse, sous les pierres. — Roy Cove, 16 septembre 1910, dans les crampons de *Macrocystis* rejetés à la côte.

Sous le nom de *Thelepus spectabilis*, cette Annélide a été maintes fois signalée dans toute la région antarctique et notiale dont elle paraît être le Térébellien de beaucoup le plus commun.

PRATT l'a déjà mentionnée aux îles Falkland. Elle s'y trouve en abondance, à en juger par le grand nombre de spécimens de toutes les tailles que nous avons pu étudier. Quelques-uns étaient encore renfermés dans leur tube membraneux encroûté de graviers, de débris de coquilles et de fragments d'algues. Dans un de ces tubes vivait en commensale une *Harmothoë spinosa*. Un tube de Whale Sound était entièrement formé de petits grains de sable quartzeux translucides. Suivant la taille de l'animal, le nombre des segments munis de parapodes à soies capillaires varie de trente à cinquante-cinq ; mais il est, le plus souvent, de trente-cinq à trente-huit. Le nombre des segments postérieurs portant seulement des pinnules uncinigères oscille entre trente et cinquante ; mais les derniers segments, souvent régénérés, sont parfois très petits, très serrés et difficiles à compter exactement.

Le bord dorsal du voile céphalique est garni d'une couronne d'yeux très petits formant une bande transversale.

Les fascicules de branchies sont au nombre de trois paires, dont la première descend sur les flancs en avant du premier parapode. La deuxième et la troisième paire, plus réduites, sont placées sur le 1er et le 2e sétigères. Elles ne se rejoignent pas, mais laissent entre elles un petit espace nu sur le milieu de la face dorsale.

Les tores uncinigères commencent au 3e sétigère. Aux 2e, 3e, 4e et 5e sétigères, on remarque, parfois, au voisinage du pied, une papille saillante correspondant à l'orifice du néphridiopore.

Les boucliers, plus ou moins marqués, existent, à la face ventrale, sur les vingt à vingt-deux premiers segments. Les premiers sont réduits à des bandes transversales étroites, fortement ridées, les suivants sont lisses, ou divisés en deux par un sillon transversal, ou encore découpés irrégulièrement par des rides plus ou moins saillantes, suivant l'état de contraction de l'animal.

Fig. III. *Thelepus setosus*. *a*, *b*, soies dorsales d'un spécimen des environs de Cherbourg. × 150. — *c*, *d*, soies dorsales d'un spécimen des Falkland. × 150.

Les téguments de la face dorsale sont lisses dans la région thoracique, mais dans la région postérieure, ils sont souvent fortement ridés et verruqueux.

Les soies capillaires dorsales sont de deux sortes : 1° de longues soies, à limbe étroit de chaque côté, terminées en pointe effilée ; 2° des soies plus courtes, dépassant peu le pied et plus largement lancéolées (fig. III, *c*, *d*).

Les tores uncinigères portent une seule rangée transversale de plaques onciales rétrogressives. Ces uncini ont un manubrium en forme de sabot dont la pointe est ornée d'un bouton proéminent rugueux précédé d'une saillie dont il est séparé par une encoche plus ou moins marquée, (fig. IV, *a*-*g*). La grande dent recourbée est surmontée, au vertex, d'une

rangée transversale de deux dents plus petites, au-dessus desquelles on en remarque encore une très petite, plus ou moins cachée entre leurs bases (fig. IV, *a*). Souvent, la rangée transversale comporte trois dents égales surmontées de deux petites (fig. IV, *b*). Ces deux types de plaques se rencontrent côte à côte dans les mêmes rangées de plaques onciales ; mais le premier, à deux dents et un denticule, est plus répandu que le second. De profil, on ne voit au-dessus de la grande dent qu'une des deux ou trois dents de la rangée transversale et les denticules sont souvent cachés entre leurs bases (fig. IV, *d*, *e*, *g*). De face, on se rend très bien compte de la disposition des dents et des denticules (fig. IV, *a*, *b*).

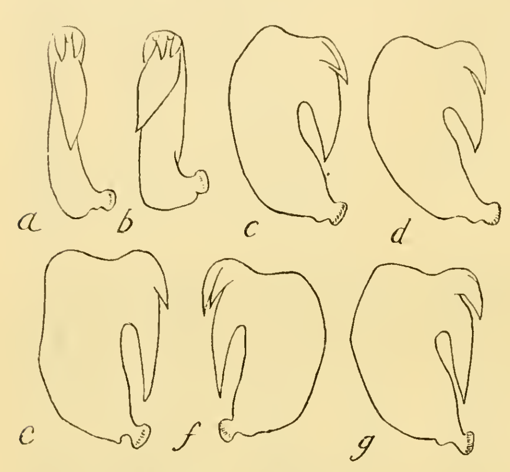


FIG. IV. *Thelepus setosus* (*Th. spectabilis*) de Roy Cove. Uncini. × 330. — *a*, *b*, deux uncini d'une même rangée thoracique vus de face ; le manubrium est légèrement tordu. — *c*, *d*, deux autres plaques de la même rangée, vues de profil. — *e*, *f*, *g*, différentes formes d'uncini.

La forme du manubrium est assez variable ; en général, à une extrémité de la rangée, il est plus allongé, avec encoche moins marquée (fig. IV, *c* à *g*). Les uncini abdominaux ne diffèrent pas sensiblement de ceux du thorax, mais le ligament fixateur devient peu à peu une soie tendon chitineuse.

En examinant les *Thelepus* des îles Falkland je fus immédiatement frappé de leur ressemblance avec le *Thelepus setosus*, si commun dans la Manche. Une comparaison attentive de nombreux spécimens des deux provenances si éloignées ne m'a permis de relever entre eux aucune différence notable.

Tous les deux ont des yeux céphaliques, le même nombre de paires de branchies disposées exactement de la même façon sur les mêmes segments. Le nombre des sétigères antérieurs est de trente à quarante, cinquante et davantage sur les grands individus, pour les spécimens de la Manche comme pour ceux des îles Falkland, avec une moyenne de vingt à quarante uncinigères postérieurs, parfois davantage.

Les papilles néphridiennes se trouvent sur les mêmes segments, (2e, 3e, 4e, 5e sétigères). Le nombre des boucliers thoraciques est le même. une vingtaine environ, et ils présentent les mêmes modifications de forme

et d'aspect, lisse, sillonné ou rugueux. Quand on examine un *Thelepus* vivant, on voit cet aspect des boucliers se modifier continuellement par suite des contractions de l'animal ; on n'en peut donc tirer aucun caractère utilisable pour la systématique.

Les soies capillaires présentent les deux types identiques (comparer *a*, *b* et *c*, *d* fig. III). Les uncini ne montrent aucune différence notable et présentent les mêmes modifications de forme, suivant leur place dans la rangée, et les mêmes variations dans le nombre des dents et denticules du vertex ; tantôt deux et un, tantôt trois et deux (fig. IV et V).

Il n'est pas jusqu'à l'anatomie interne qui ne soit semblable. Les néphridies sont au nombre de quatre paires dont la première, courte et globuleuse, correspond au 2e sétigère. Les trois suivantes sont en boyau allongé dont la taille augmente d'une paire à l'autre, de sorte que l'extrémité postérieure de la 4e paire atteint jusqu'au 10e-12e sétigère, tandis que son néphridiopore s'ouvre sur le 5e. L'estomac chitineux présente une constriction très marquée au 19e-20e sétigère, ainsi que l'indique DE SAINT-JOSEPH.

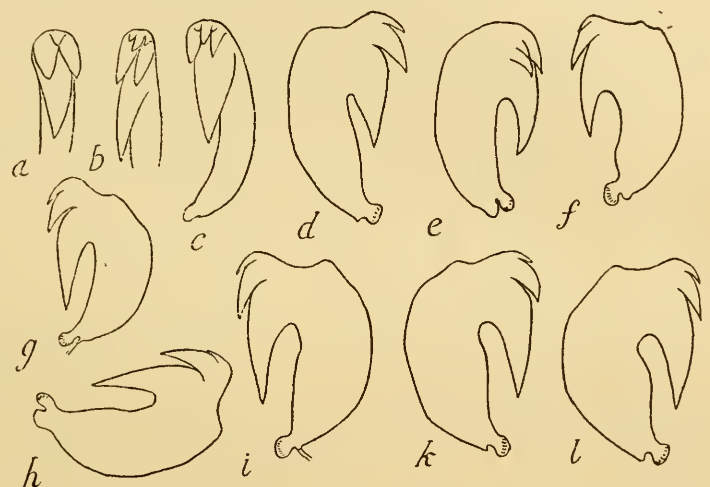


FIG. V. *Thelepus setosus* des environs de Cherbourg. Uncini. × 330. — *a*, *b*, *c*, uncini, de face et de trois quarts. — *d*, *e*, *f*, trois uncini d'une même rangée thoracique. — *g*, *h*, deux uncini d'une même pinnule abdominale. — *i*, *k*, *l*, trois autres uncini thoraciques.

D'après DE SAINT-JOSEPH, le tégument dorsal du *Thelepus setosus* « est parsemé de petites verrues blanches dont le sommet est creusé d'une dépression assez profonde. Ces verrues, assez rares ou absentes dans la première moitié du corps, sont très nombreuses dans la dernière moitié » (1894, p. 230).

Sur la plupart des spécimens conservés dans l'alcool, ces verrues sont, en effet, très marquées et facilement visibles à la loupe. Sur les spécimens

des Falkland, elles sont moins marquées et paraissent même parfois manquer à peu près complètement, mais ce caractère n'a pas la valeur qu'on lui a attribuée, car il est dû surtout à l'action des réactifs. Sur de grands *Thelepus setosus* vivants des environs de Cherbourg, j'ai trouvé le tégument dorsal lisse, ou ne présentant qu'un très fin piqueté blanc, visible seulement au microscope. Trois semaines après, sur ces mêmes *Thelepus* fixés au liquide de Perenyi et conservés dans l'alcool à 70°, les verrues blanchâtres signalées par DE SAINT-JOSEPH sont nombreuses et facilement visibles à la loupe. Sur les spécimens de ma collection, j'en trouve qui n'ont que peu ou pas de ces verrues, tandis que sur d'autres elles sont énormes et se touchent, donnant au dos de l'animal un aspect fortement rugueux, tel que je le constate sur certains individus des îles Falkland. D'ailleurs, je trouve les mêmes diversités d'aspect sur des *Thelepus cincinnatus* ; ceux qui ont été fixés dans l'alcool faible ou dans le formol sont, en général, dépourvus de verrues blanchâtres, tandis qu'elles sont plus ou moins marquées sur ceux qui ont été bien fixés ou plongés dans l'alcool à 90°.



FIG. VI. *Thelepus triserialis* du golfe de Bône. *a, b, c,* trois uncini thoraciques. × 330.

D'ailleurs le tégument des *Thelepus* de la Manche et des Falkland, traité par le vert d'iode, la safranine, le bleu de Méthylène, ne m'a montré aucune différence caractéristique, même sur des coupes.

En résumé, le *Thelepus spectabilis* de l'hémisphère sud ne peut être en rien différencié du *Thelepus setosus* de la Manche, et comme ce dernier nom a la priorité, il doit être substitué à l'autre.

Dans la Méditerranée, on rencontre aussi une espèce voisine à trois paires de branchies : le *Thelepus triserialis* GRUBE. DE SAINT-JOSEPH, qui l'a examiné vivant, le considère comme distinct du *Thelepus setosus* dont il diffère par sa peau plus rugueuse, sa coloration, et surtout par la forme de ses soies. N'ayant pu l'examiner vivant, je ne peux me prononcer sur les deux premiers caractères, qui me semblent d'ailleurs peu importants ; mais l'examen d'une préparation des soies m'a permis de constater qu'elles sont, en effet, un peu différentes. Les longues soies dorsales sont plus larges que les courtes, ce qui est exactement le contraire de ce qui existe chez le *Thelepus setosus.* Les uncini, bien conformes à la figure de

Marenzeller (**1884**, p. 208, pl. II, fig. 3), ont une forme légèrement différente (fig. VI, *a*, *b*, *c*). Il est intéressant de remarquer que le *Thelepus triserialis* a été aussi signalé par Ehlers dans la région de Magellan, (**1901**, p. 212), mais Augener (**1913**, p. 100), pense qu'il s'agit d'un *Th. spectabilis*, espèce représentant seulement, à son avis, une sous-espèce du *Th. thoracicus* Grube.

Habitat. — Manche, Côtes d'Irlande, Kerguelen, Ile Bouvet, Iles Marion, Port Charcot, Booth Wandel, Terre de Feu, Iles Falkland, Sud du Chili, Australie.

Famille des **SABELLIENS** Malmgren

Genre **BISPIRA** Kröyer (*Distylia* Quatrefages)

Bispira Magalhænsis (Kinberg)

(Pl. IX, fig. 34-43)

Sabella Magalhaensis Kinberg (**1866**), p. 353.
— — Kinberg (**1857-1910**), p. 72, pl. XXVII, fig. 5.
Bispira Mariae Pratt (**1901**), p. 15.

Localité. — Roy Cove, 5 septembre 1910, sur une tige de *Lessonia* rejetée à la côte après une tempête du Sud.

Les spécimens de cette espèce sont encore renfermés dans leurs tubes cornés, jaunâtres, transparents, épais et cassants, plus ou moins accolés les uns aux autres et auxquels adhèrent encore des fragments d'algues. La taille des Annélides est de 30 à 40 mm., dont 7 environ pour le panache branchial, et 5 à 6 mm. de large.

Les branchies sont encore rayées de blanc jaunâtre et de brun rougeâtre. On n'y remarque ni yeux, ni appendices dorsaux. Les barbules, nombreuses et serrées, mais fines et relativement courtes, ne s'étendent pas jusqu'à l'extrémité de la branchie, laissant celle-ci nue sur une assez grande longueur.

Les branchies ne sont reliées à leur base que par une courte membrane palmaire très fragile.

Les lames basilaires, sur lesquelles elles sont insérées, décrivent chacune un tour et demi de spire. Le nombre des branchies, sensiblement égal de chaque côté, est de vingt-six à trente-deux, suivant les individus.

Les palpes, relativement courts, à base large et aplatie, foliacée, se terminent brusquement en pointe filiforme. La collerette, bien développée, a deux lobes ventraux séparés par une échancrure et rabattus comme ceux des *Spirographis*. *Elle n'est pas incisée latéralement*, mais ses deux bords dorsaux sont assez écartés l'un de l'autre.

Le nombre des sétigères thoraciques est de huit. Le sillon copragogue est dévié à droite entre le dernier segment thoracique et le premier abdominal.

Il n'existe pas d'yeux latéraux, mais le pygidium porte deux groupes de petites taches oculaires d'un brun rougeâtre, comme chez la *Bispira volutacornis*.

Les soies dorsales thoraciques sont de deux sortes : 1° des soies capillaires allongées, à limbe étroite (pl. IX, fig. 34) ; 2° des soies plus courtes, largement limbées de chaque côté, asymétriques et terminées en pointe très fine arquée (pl. IX, fig. 36, 38, 42). Certaines de ces soies rappellent beaucoup les soies en cimeterre de la *Bispira volutacornis*, mais elles sont moins aplaties et la hampe s'y prolonge plus nettement dans la partie limbée (pl. IX, fig. 42).

D'ailleurs, on trouve toutes les transitions, dans un même pied, entre ces soies en cimeterre et les soies supérieures capillaires (pl. IX, fig. 34-38).

A la rame ventrale, les segments thoraciques portent : 1° des crochets aviculaires à base allongée, à dents très fines et très nombreuses formant une sorte de crête au vertex (pl. IX, fig. 43) ; 2° des soies en pioche, (pl. IX, fig. 40-41).

A l'abdomen, les crochets aviculaires dorsaux ont une base plus courte que ceux du thorax (pl. IX, fig. 39), et les soies capillaires ventrales, d'une seule sorte, sont toutes semblables. Elles ressemblent aux capillaires dorsales, mais sont nettement plus courtes.

Cette espèce appartient au genre *Bispira*, caractérisé par : 1° les tores du thorax à deux rangées de soies (crochets aviculaires et soies en pioche), 2° une seule rangée de crochets aviculaires aux tores abdominaux ; 3° des soies dorsales de deux sortes au thorax ; 4° une collerette ; 5° deux lobes branchiaux égaux enroulés en spirale.

Ici, l'enroulement en spirale n'est pas très accentué, ne dépassant guère un tour et demi, mais cela tient, sans doute, à la taille relativement faible des spécimens.

De même, sur des *Bispira volutacornis* de la Manche, le nombre des

branchies n'est que de neuf à dix de chaque côté sur de petits spécimens, tandis qu'il atteint quatre-vingts sur les grands. Sur des individus de taille comparable à ceux des Falkland, j'en compte généralement une trentaine.

Les soies en cimeterre de la *Bispira volutacornis* rappellent beaucoup celles de la *Bispira Magalhaensis*, mais elles sont encore plus plates et transparentes, le rachis ne s'y distinguant presque plus. Mais l'espèce de la Manche se distingue facilement par ses yeux branchiaux, ses yeux latéraux, qui semblent avoir échappé à DE SAINT-JOSEPH, sa collerette évasée latéralement et son tube non transparent.

La *Bispira Magalhaensis* est bien probablement l'espèce déjà décrite, avec doute, des îles Falkland par PRATT sous le nom de *Bispira Mariæ*. Elle présente, en effet, de nombreux points de ressemblance avec cette dernière espèce. Malheureusement, LO BIANCO n'en a pas décrit et figuré les soies avec suffisamment de détails pour que l'on puisse l'identifier avec certitude.

D'ailleurs, l'espèce des Falkland me paraît correspondre à la *Sabella Magalhaensis* de KINBERG, dont le nom plus ancien a la priorité.

La première description de KINBERG dans ses « *Annulata nova* », (**1866**, p. 353) s'applique bien à elle, mais on peut lui reprocher d'être trop sommaire et de pouvoir s'appliquer également à d'autres espèces. Heureusement, depuis, THÉEL (**1910**, p. 73, pl. XXVII, fig. 7) a publié les planches inédites de KINBERG et les figures concernant la *Sabella Magalhaensis* sont parfaitement suffisantes pour l'identifier. Les soies en pioche et les larges soies en cimeterre correspondent bien exactement à celles que nous avons observées, ainsi d'ailleurs que les soies capillaires thoraciques et abdominales (fig. 7 G, s et s'), les branchies et la collerette (fig. 7, c et v). D'après la diagnose, les lobes branchiaux sont contournés en cercle, le nombre des branchies est de vingt-quatre de chaque côté (nous en avons trouvé de vingt-six à trente-deux) et elles ne portent pas d'appendices dorsaux. Tous les caractères spécifiques s'accordent bien, seulement cette espèce rentre dans le genre *Bispira*, intermédiaire entre les *Spirographis* et les *Potamilla* dont les soies spatulées sont beaucoup plus discoïdales.

HABITAT. — Détroit de Magellan, Iles Falkland.

Genre POTAMILLA Malmgren

Potamilla antarctica (Kinberg)

(Pl. VIII. Fig. 4-7).

Laonome antarctica Kinberg (1866), p. 354.
— — Ehlers (1897), p. 135.
— — Ehlers (1900), p. 222.
— — Ehlers (1901), p. 216.
Potamilla antarctica Gravier (1906), p. 59, fig. 38-43.
— — Gravier (1911), p. 144, pl. XI, fig. 137-141.
— — Ehlers (1913), p. 575.

Localité. — Roy Cove, à mer basse, en grande marée, et 5 septembre 1910.

Un spécimen renfermé dans un tube corné, jaunâtre, transparent, appliqué contre un tube de *Bispira Magalhaensis* pris sur une tige de *Lessonia* rejetée à la côte après une tempête du Sud, mesure 33 mm. de longueur, dont 25 pour le corps et 8 pour les branchies. Le diamètre est de 4 mm. Plusieurs autres étaient enchevêtrés dans une éponge blanchâtre avec des Hydraires. Leur taille varie entre 17 et 31 mm., branchies comprises, avec un diamètre maximum de 2 mm. 5. Leurs tubes cornés, transparents, jaunâtres, un peu ridés à la bouche, sont légèrement incrustés de sable à la partie supérieure libre.

La collerette, inclinée d'avant en arrière, est assez haute, largement échancrée à la face dorsale. Ses deux lobes ventraux, allongés, sont séparés par une échancrure, mais la collerette n'est pas incisée sur les côtés. Les palpes, élargis à la base en lamelle foliacée parfois fortement pigmentée, se terminent en longue pointe filiforme, un peu contournée, atteignant entre le tiers et la moitié de la hauteur des branchies. Les lames branchiales, recourbées en demi-cercle, portent chacune de douze à vingt branchies, suivant la taille des individus. On y distingue encore parfois sept à huit paires de taches brunes donnant à l'ensemble du panache un aspect rayé de bandes alternativement blanches et brunes. Ces branchies sont garnies, presque jusqu'à l'extrémité, de nombreuses paires de barbules fines et serrées. On n'y remarque ni yeux, ni appendices dorsaux.

Entre les branchies, l'intérieur du panache est rempli, sur certains spécimens, par deux grosses masses d'œufs dans lesquelles sont englués plusieurs rachis. Sur d'autres, les œufs sont remplacés par des embryons ayant déjà quatre sétigères (pl. VIII, fig. 4).

Les rachis ne sont pas reliés à la base par une membrane palmaire.

Le nombre des sétigères thoraciques est de huit, dont les premiers montrent encore, à la face ventrale, des traces de coloration brunâtre, foncée, en fin pointillé. La déviation du sillon copragogue a lieu entre le 1er et le 2e segment abdominal, de sorte que les boucliers thoraciques sont tous entiers.

Les tores abdominaux, couverts d'un fin pointillé, ont une tache foncée à chaque extrémité.

Le pygidium porte plusieurs petits ocelles assez écartés les uns des autres. Il n'y a pas de taches oculiformes sur les côtés de l'abdomen.

Aux derniers sétigères thoraciques, les soies sont de deux sortes : 1° des soies limbées assez effilées; 2° des soies en spatule, à limbe discoïde terminé par une courte pointe (pl. VIII, fig. 7). *Il n'existe pas de transition entre ces soies typiques de Potamilla et les soies capillaires limbées.*

A la rame ventrale, les crochets aviculaires ont une base assez longue et un vertex finement denticulé formant une sorte de crête. Des soies en pioche accompagnent ces uncini (pl. VIII, fig. 5-6).

A l'abdomen, les crochets aviculaires dorsaux ont une base plus courte que ceux du thorax. Les soies ventrales sont un peu plus arquées et plus largement limbées qu'au thorax. Vers l'extrémité postérieure, il s'y mêle des soies capillaires plus longues et plus fines.

Les œufs en incubation entre les branchies de deux individus sont gros, arrondis, opaques.

Deux autres spécimens incubaient de la même façon dans le panache branchial une masse assez considérable d'embryons. Ces petites larves mesurent 0 mm. 5 de longueur sur 0, 25 de largeur. Le prostomium porte deux gros yeux noirs arrondis. En arrière des yeux, on distingue encore une couronne de longs cils vibratiles.

Le nombre des sétigères est de quatre à six, dont plusieurs portent déjà une soie en spatule de *Potamilla* accompagnée d'une ou deux soies capillaires limbées. Le pygidium se termine par l'anus entouré de gros replis formant des sortes de lobes (pl. VIII, fig. 4).

Cette espèce correspond à la *Potamilla antarctica* décrite par Gravier, elle n'en diffère que par ses branchies un peu plus nombreuses (sur les grands spécimens), son corps moins allongé et ses soies en spatule plus arrondies. La fig. 39 de Gravier représente une soie spatulée plus allongée, ressemblant davantage à celles de la *Potamilla neglecta*.

Ehlers (**1913**, p. 575) identifie la *Potamilla antarctica* Gravier à

la *Laonome antarctica* de KINBERG, qui ne rentre pas dans le genre *Laonome* tel que l'a défini MALMGREN.

La description de KINBERG est très brève, et malheureusement sans figures, mais elle s'applique bien à l'espèce de GRAVIER et à celle des îles Falkland.

Les « *uncini longi, sub-rostrati* » qui accompagnent, au thorax, les crochets aviculaires sont évidemment les soies en pioche. Cette espèce rentre donc bien dans le genre *Potamilla*, ainsi que l'a montré EHLERS.

KINBERG avait déjà observé l'incubation entre les branchies : « *Ova et pulli ciliiferi, segmentis* 5, *longitudine* 0 *mm.* 4, *inter branchias die* 9 *februarii* 1853 *collegimus* » (**1866**, p. 354).

D'après EHLERS (**1913**, p. 575), le nombre des segments thoraciques varie entre huit et treize ; les spécimens de Magellan en avaient huit, comme ceux des Falkland. Le nombre des branchies, quinze d'après KINBERG, varie avec la taille.

Peut-être est-ce cette espèce que E. PRATT a mentionnée des Falkland sous le nom de *Laonome ceratodaula* SCHMARDA ? En l'absence de toute description, la question ne peut être tranchée.

La *P. antarctica* ressemble beaucoup, au premier abord, à la *Bispira Magalhaensis* dont le tube corné, transparent, rigide, est semblable. Elle s'en distingue : 1° par ses soies en spatule arrondie ; 2° par ses branchies garnies de barbules presque jusqu'à l'extrémité et formant seulement un demi-cercle ; 3° par ses palpes plus longs.

HABITAT. — Antarctique, Détroit de Magellan, Iles Falkland, Kerguelen.

Genre **ORIA** Quatrefages

Oria limbata Ehlers

Oria limbata EHLERS (**1897**), p. 137, pl. IX, fig. 211-216.
— — EHLERS (**1913**), p. 579.

LOCALITÉS. — Roy Cove, dans les crampons de *Macrocystis* rejetés à la côte, et 16 septembre 1910. — 21 février 1902, à mer basse, grande marée.

Tous les spécimens sont de petite taille : 2 à 3 mm., rarement plus. Ils ont une collerette, deux yeux céphaliques et deux yeux sur le pygidium, qui disparaissent facilement dans les préparations. Les otocystes sont souvent peu visibles. Ehlers a fait la même remarque sur ses spéci-

mens de l'Antarctique. Le nombre des sétigères thoraciques est de huit, dont sept portent des crochets à long manubrium. Les sétigères abdominaux sont seulement au nombre de trois sur les petits individus, j'en compte cependant huit sur un plus grand.

Cette espèce est très voisine de l'*Oria Armandi.*

HABITAT. — Terre de Feu, Iles Falkland, Kerguelen, Terre de l'Empereur Guillaume II.

Famille des **SERPULIENS** Burmeister

Genre **SPIRORBIS** Daudin

Sous-genre ***PARALÆOSPIRA*** Caullery et Mesnil

Spirorbis Claparedei Caullery et Mesnil

Spirorbis (Paralaeospira) Claparedei CAULLERY et MESNIL (1897), p. 204, pl. VIII, fig. 10.

LOCALITÉS. — Sur un tube de *Phyllochætopterus* rejeté à la côte près du phare, après un coup de vent, 23 mars 1902. — N° 178, sur un tube de *Nicolea chilensis.*

Le seul exemplaire que j'ai réussi à extraire de son tube calcaire, sénestre, possède quatre sétigères thoraciques, dont le dernier n'est représenté que par une courte rangée d'uncini, d'un côté seulement. L'opercule et les soies correspondent bien à la description de CAULLERY et MESNIL.

HABITAT. — Côte de Patagonie, Iles Falkland.

Spirorbis Lebruni Caullery et Mesnil

Spirorbis (Paralæospira) Lebruni CAULLERY et MESNIL (1897), p. 206, pl. VII, fig. 13

LOCALITÉ. — Sur des débris de coquille de *Trophon geversianus.* N° 49.

Plusieurs tubes calcaires, assez gros, faiblement carénés et sénestres, étaient appliqués sur des débris de coquille de *Trophon.* La plupart sont vides ou ne renferment que des débris de vase.

De l'un, cependant, j'ai réussi à extraire des fragments de l'animal suffisants pour le déterminer, grâce à son opercule en dôme conique, à gros talon à lobes courts. Le nombre des sétigères thoraciques est de quatre. Les soies correspondent bien à la description de CAULLERY et MESNIL.

HABITAT. — Côte de Patagonie, Iles Falkland.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1898. Arwidsson (I.). Studien über die Familien *Glyceridae* und *Goniadidae*. (*Bergens Museum Aarborg*, n° II.)

1906. Arwidsson (I.). Studien über die Skandinavischen und arktischen Maldaniden. (*Zoolog. Jahrb.* Bd XXV. *Iéna.*)

1911. Arwidsson (I.). Die Maldaniden der Schwedischen Südpolar Expedition. (*Wiss. Ergeb. Schwedischen Südpolar Exped.* **1901-1903**, Bd. VI, *Lief.* 6.)

1912. Ashworth (J.-H.). Catalogue of the Chaetopoda in the British Museum. A, Part I. (London.)

1913-1914. Augener (H.). Die Fauna Südwest Australiens. *Polychæta, I Errantia; II Sedentaria.* (Fischer, Iéna, 1913-1914.)

1909. Benham (W.-B.). Report on the Polychaeta of the sub-antarctic Islands of New Zealand. (*Sub-antarctic Islands of New Zealand.* Vol. I.)

1915. Benham (W.-B.). Report on the Polychaeta obtained by the F. I. S. « Endeavour » on the coast of New South Wales, Victoria, Tasmania and South Australia. Part. I. (Sydney.)

1897. Caullery et Mesnil (F.). Etudes sur la Morphologie comparée et la Phylogénie des espèces chez les Spirorbes. (*Bull. Scient. de France et de Belgique.* Vol. XXX. Paris.)

1868. Claparède (R.-E.). Annélides Chétopodes du Golfe de Naples. (*Mém. Soc. Phys. de Genève.* Vol. XIX.)

1870. Claparède (R.-E). Annélides Chétopodes du Golfe de Naples, supplément, (*Mém. Soc. Phys. de Genève.* Vol. XX.)

1903-1904. Crossland (C.). On the marine Fauna of Zanzibar and British East Africa. Parts I, II, III. (*Proceed. Zool. Soc. London*, Vol. I, II, 1903; Vol. I, 1904.)

1888. Cunningham (J.-C.) and Ramage (G.-A.). The Polychaeta sedentaria of the Firth of Forth. (*Transac. Royal Soc. Edinburgh*, 20 octobre 1888.)

1864-1868. Ehlers (E.). Die Borstenwürmer, Annelida Polychaeta (Leipzig).

1897. Ehlers (E.). Hamburger Magalhaensiche Sammel-Reise. Polychaeten (Hamburg).

1897. Ehlers (E.). Zur Kenntniss der Ost-africanischen Borstenwürmer. (*Nach. K. Ges. Wiss. zer Göttingen Math. Phys. Kl.*)

1897. Ehlers (E.). Ost-africanische Polychaeten gesammelt von Herrn Dr F. Stuhlman, 1888 und 1889. (*Mittheil. aus dem Naturhist. Museum* XIV. Hamburg.)

1900. Ehlers (E.). Magellanische Anneliden gesammelt während der schwedischen Expedition nach der Magellansländern. (*Nach. der K. Ges. der Wiss. zü Göttingen*, hft. 2.)

1901. Ehlers (E.). Die Anneliden der Sammlung Plate. Fauna Chilens. (*Zool. Johrb.* Bd. II suppl. Iéna.)

1901. Ehlers.(E.). Die Polychæten der Magellanischen und Chilenischen Strandes (Berlin).

1904. Ehlers (E.). Neuseelandische Anneliden. (*Nachr. der. K. Ges. der Wiss. zu Göttingen. N. F.* Bd. III.)

1905. Ehlers (E.). Anneliden der Sammlung Schauinsland. (*Zool. Jahrb.* Bd XXII, Iéna.)

1907. Ehlers (E.). Neuseelandische Anneliden. II. (*Nach. K. Ges. der Wiss. zu Göttingen.* N. F. Bd. V.)

1908. Ehlers (E.). Die Bodensässigen Anneliden aus dem Sammlungen der deutsche Tiefsee-Expedition. (*Wiss. Ergeb. der d. Tiefsee-Expedition.* Bd. XVI. Iéna.)

1908. Ehlers (E.). Polichäte Anneliden der Angra Pequeña-Bucht. (*Denkschrf. der Mediz. Naturwiss. Ges. Göttingen*, Bd. XIII.)

1911. Ehlers (E.). National antarctic Expedition. Natural History. Vol. VI. Polychaeta.

1913. Ehlers (E.). Die Polychaeten-Sammlungen der Deutschen Süd-Polar Expedition 1901-1903. (Bd. XIII, *Zoologie* V. Berlin.)

1911. Fauvel (P.). Annélides Polychètes du golfe Persique. (*Arch. de Zool. expér.* 5e Ser. Vol. VI. Paris.)

1913. Fauvel (P.). Quatrième note préliminaire sur les Polychètes provenant des campagnes de l' « Hirondelle » et de la « Princesse-Alice ». (*Bull. Inst. Océanog. Monaco*, nº 269.)

1914. Fauvel (P.). Annélides Polychètes de San Thomé (Golfe de Guinée). (*Arch. de Zool. Expér.*, Vol. LIV, fasc. 5. Paris.)

1914. Fauvel (P.). Annélides Polychètes non pélagiques provenant des campagnes de l' « Hirondelle » et de la « Princesse-Alice », 1885-1910. (*Résultats scientifiques des campagnes du prince Albert 1er de Monaco.* fasc. 46, 432 p., XXI Pl., Monaco.)

1900. Gravier (Ch.). Sur une nouvelle espèce de *Procerastea* Langerhans (*Perrieri*). L'évolution et les affinités de ce genre. (*An. Sc. Nat. Zool.* 8e Ser., Vol. XI. Paris.)

1906. Gravier (Ch.). Expédition antarctique française commandée par le docteur Charcot. Annélides Polychètes. (in-4º. Paris. Masson.)

1911. Gravier (Ch.). Deuxième expédition antarctique française (1908-1910). commandée par le docteur Charcot. Annélides Polychètes (in-4º, Paris. Masson.)

1869. Grube (Ed.). Mittheilungen über Saint-Vaast-la-Hougue und seine Meeres. besonders, seine Anneliden Fauna. (*Schrift. der Schless. Ges. Natur-med.* Breslau.)

1870. Grube (Ed.). Bemerkungen über Anneliden des Pariser Museum. (*Archiv. fur Naturgesch.* Bd. I, Berlin.)

1874-1875. Grube (Ed.). Bemerkungen über die Familie der Aphroditen. (*Jahr. der Schess. Ges.*, Breslau.)

1877. Grube (Ed.). Anneliden Ausbeute S. M. S. « Gazelle ». (*Monatsber. K. Akad. der Wiss.*, Berlin.)

1885. Haswell (W.-A.). Jottings from the Biological Laboratory of Sydney University. *Polydora* (Leucodore) *polybranchia.* (*Proceed. Lin. Soc. of New. Southwales*, Vol. IX.)

1865. JOHNSTON (G.). Catalogue of the British nonparasitical Worms (London).

1862. KEFERSTEIN (W.). Untersuchungen über niedere See-Thiere. (*Zeitschrf. für Wiss. Zoologie*, Bd. XII, Leipzig.)

1857-1910. KINBERG (J.-G.-H.). *Annulata*, Konglika Svenska Fregatten « Eugenies » Resa omkring Jorden 1851-1853. Zoologi III. Annulater. (Upsal-Stockholm, 1857-1910.)

1864-1866. KINBERG (J.-G.-H.). *Annulata nova.* (*Œfver. af K. Vetensk. Akad. Förhd.* Stockholm.)

1876. MC'INTOSH (W.-C.). New species of Annelida from Kerguelen Islands. (*An. Mag. Nat. Hist.*, (IV), Vol. XVII, London.)

1885. MC'INTOSH (W. -C.). Report on the Annelida Polychaeta collected by H. M. S. « Challenger » during the years 1873-1876. (*Challenger Reports, Zoology*, Vol. XII, London.)

1865-1066. MALMGREN (A.-J.). Nordiska Hafs Annulater. (*Ofv. af Kong. Sv. Vet. Akad. Forhdg*, Stockholm.)

1867. MALMGREN (A.-J.). Annulata Polychæta Spetsbergiæ, etc. (*Ofv. af. Kong. Vet. Akad. Forhdg*, Stockholm.)

1884. MARENZELLER (E. von). Südjapanische Anneliden. II. (*Denks. der Math. Natur. v. Cl. der K. Akad. der Wiss.* Wien, Bd. XLIX.)

1887. MARENZELLER (E. von). Polychäten der Angra Pequeña-Bucht. (*Zool. Jahr* Bd. III Iéna.)

1902. MARENZELLER (E. von). Polychäten des Grundes gesammelt. (*Denks. der Math. Nat. Cl. der K. Akad. der Wiss.* Wien, Bd. LXXIV.)

1396. MESNIL (F.). Etudes de morphologie externe chez les Annélides. Spionidiens. (*Bull. Scient. de France et de Belgique*, Vol. XXIX, Paris.)

1843. ŒRSTED (A.-S.). Annulatorum Danicorum Conspectus. Fasc. I, Maricolæ. (Copenhague).

1901. PRATT (Ed.) A Collection of Polychæta from the Falkland Islands. (*Mem. Proceed. Manchester Lit. and Phil. Soc.*, Vol. XLV, nº 13.)

1901. PRATT (Ed.). Some notes on the bipolar theory of distribution of marine organisms. (*Mem. Proceed. Manchester Lit. and Phil. Soc.*, Vol. XLV, nº 14.)

1865. QUATREFAGES (A. de). Histoire naturelle des Annelés marins et d'eau douce. (3 vol., Paris.)

1914. RAMSAY (L.-N.-G.). Polychaeta of the family *Nereidae* collected by the Scottish National Antarctic Expedition 1902-1904. (*Transac. Royal Soc. Edinburgh*, vol. L, pt. 1, nº 3.)

1896. ROULE (L.). Les Annélides. Résultats scientifiques de la campagne du « Caudan ». Fasc. III. (*Annales de l'Université de Lyon.*)

1894. SAINT-JOSEPH (de) Annélides Polychètes des côtes de Dinard, IIIe partie. (*An. Sc. Nat. Zool.* 7e Ser., vol. XVII, Paris.)

1861. SCHMARDA (L.). Neue Wirbellose Thiere. Vol. II. (Leipzig.)

1914. SOUTHERN (R.). Clare Island Survey. Archiannelida and Polychaeta. (*Proceed. Royal Irish Acad.* Vol. XXXI, pt. 47.)

1876. Verrill (A.-E.). Contribution to the natural history of Kerguelen Island (II). Annelids and Echinoderms. (*Bull. U. S. Nat. Museum*, vol. I, nº 2-3, Washington.)

1900. Verrill (A.-E.). Additions to the Turbellaria, Nemertina and Annelida of the Bermuda, with revision of some New-England genera and species. (*Transac. Connecticut Acad. of Arts and Science*, vol. IX, part. 2.)

1881. Webster (E.-H.). and Benedict (J.-E.). The Annelida Chætopoda from Provincetown and Wellfleet, Mass. (*Rep. U. S., Fish Com.*)

1902. Willey (A.). Polychaeta. (*Rep. Coll. Nat. Hist.* « Southern-Cross »). (London 1902.).

1904. Willey (A.). Littoral Polychaeta from the Cape of Good Hope. (*Transac. Zoo. Soc. London* (2), vol. IX.)

EXPLICATION DES PLANCHES

Planche VIII

Fig. 1-3. *Nephthys macrura* Schmarda.
1. Parapode du 10e sétigère, gr. : 45.
2. Parapode du 23e sétigère, gr. : 25.
3. Parapode du 40e sétigère, gr. : 45.

Fig. 4-7. *Potamilla antarctica* (Kinberg).
4. Larve incubée entre les branchies, gr. : 85.
5-6. Différents aspects des soies en pioche, gr. : 500.
7. Une soie en spatule, gr. : 500.

Fig. 8-9. *Harmothoë spinosa* Kinberg.
8-9. Extrémité des soies dorsales, gr. : 500.

Fig. 10-11. *Hermadion Magalhænsis* Kinberg.
10. Soie dorsale presque lisse de la forme typique de grande taille, gr. : 80.
11. Soie dorsale épineuse de la forme *H. longicirratus*, gr. : 80.

Fig. 12. *Cirratulus cirratus* (O. F. Müll.) (*Promenia jucunda* Kbg).
12. Larve incubée entre les branchies de l'adulte, gr. : 60.

Fig. 13-20. *Polydora polybranchia* Haswell.
13. Crochets rudimentaires du 5e sétigère, gr. : 200.
14. Parapode du 20e sétigère, gr. : 60.
15. Région antérieure, face dorsale (les tentacules sont tombés), gr. : 10.
16. Région antérieure, de profil, gr. : 10.
17. Une soie à capuchon, gr. : 500.
18-19. Grosses soies du 5e sétigère, gr. : 200.
20. Soie en croc du 5e sétigère, gr. : 200.

Fig. 21-22. *Platynereis Magalhænsis* Kinberg.
21-22. Serpes homogomphes dorsales des 4e et 5e avant-derniers sétigères d'un petit spécimen de 4 millimètres de Whale Sound, gr. : 700.

Fig. 23-25. *Scoloplos Kerguelensis* Mc Intosh.
23-24. Deux soies en fourche, gr. : 700.
25. Soie aciculaire bidentée, gr. : 700.

Fig. 26-32. *Nainereis marginata* (Ehlers) *forma juvenis*.
26-27. Détails des soies dorsales, face et profil, gr. : 700.
28. Soie dorsale postérieure courte, gr. : 700.
29-30. Soies ventrales antérieures, gr. : 700.
31. Soies ventrales postérieures lisses, gr. : 700.
32. Partie antérieure, face dorsale, gr. : 30.
33. Partie postérieure gr. : 30.

PLANCHE IX

FIG. 34-43. *Bispira Magalhaensis* (Kinberg).

34-38. Soies dorsales thoraciques montrant, dans un même parapode, le passage graduel des longues soies limbées aux soies en cimeterre, gr. : 210.

39. Une plaque aviculaire abdominale, gr. : 210.

40-41. Soies en pioche, gr. : 500.

42. Extrémité d'une soie en cimeterre, gr. : 500.

43. Une plaque aviculaire thoracique, gr. : 210.

FIG. 44-45. *Phyllochætopterus socialis* Claparède, de Naples.

44-45. Les deux soies géantes, droite et gauche, du 4[e] sétigère, gr. : 120.

FIG. 46-47. *Phyllochætopterus socialis* Claparède (*Ph. pictus* Crossland), des iles Fakland.

46-47. Soies géantes du 4[e] sétigère, gr. : 120.

FIG. 48-49. *Clymene Kerguelensis* Mc Intosh.

48. Un crochet ventral, gr. : 200.

49. Deux soies aciculaires, gr. : 85.

FIG. 50-52. *Marphysa corallina* (Kinberg).

50. Une soie pectinée, gr. : 210

51-52. Grosses soies en fourchette des parapodes postérieurs, gr. : 210

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
Tome 55, p. 483 à 514
25 Mai 1916

LA NÈPE CENDRÉE

Étude anatomique et physiologique du système respiratoire, chez l'imago et chez la larve ; suivie de quelques observations biologiques concernant ces insectes

PAR

FRANK BROCHER
Vandœuvres près Genève

SOMMAIRE

PREMIÈRE PARTIE

ANATOMIE

CHAPITRE PREMIER

Le système trachéen

La Nèpe étant un Insecte à métamorphoses incomplètes, la larve est à peu près semblable à l'imago. Lors de l'éclosion, et pendant les heures qui suivent, son corps est presque transparent ; cela permet de l'examiner au microscope et d'avoir ainsi d'emblée un aperçu général de l'organisation entière du système trachéen. Nous verrons quelles modifications celui-ci subit dans la suite, lorsque la larve grandit et lorsqu'elle se transforme en imago.

La figure I représente le corps d'une Nèpe âgée de quelques heures. Cette figure étant par elle-même suffisamment claire, nous nous contenterons d'indiquer ce que les lettres et les chiffres désignent [1] en y ajoutant parfois une courte remarque.

Pr-Ms-Mt. Pro-Méso-Métathorax.

1, 2, 3, etc. 1er, 2e, etc. segments abdominaux.

*s*1 Stigmate pro-mésothoracique.

*s*2 Stigmate métathoracique.

*s*3 Premier stigmate abdominal (appelé souvent, à tort, par les auteurs, et par moi, en 1908, stigmate métathoracique).

*s*4-*s*10 Second à huitième stigmates abdominaux.

a, tronc trachéen longitudinal latéral. Il va de *s*10 à *s*1. A chaque segment de l'abdomen, deux trachées se détachent de ce tronc ; l'une va aux viscères, l'autre va au stigmate. Nous n'avons employé aucune lettre pour désigner ces trachées, sauf pour celle, désignée par *p* qui va au *s*4, pour celle *b*, qui va au *s*3 et pour *c*, qui va au *s*2.

Fig. 1. Larve de Nèpe, âgée de quelques heures, vue par transparence. Système trachéen. Les trachées *f*, *g*, *h*, *i*. indiquées par un trait interrompu, sont contre la face ventrale du corps.

Les trachées *b* et *c* n'aboutissent, du reste, pas directement aux *s*3 et *s*2 ; elles s'abouchent près de ceux-ci à une trachée spéciale *d*, qui part de *s*3, se joint à *a*, près de *s*1, et se continue dans le prothorax.

Cette trachée *d* est plus apparente et plus volumineuse que les autres trachées du corps ; d'autres trachées encore sont en relation avec elle.

1. Les désignations sont les mêmes pour toutes les figures de cet article qui concernent la Nèpe.

D'abord la trachée *e*, qui a une forme tout à fait spéciale ; elle est courte et fusiforme ; elle se rend au muscle A (voir fig. XI et XII). Ensuite, les trachées transversales *f* et *g*, qui convergent au milieu du corps, où elles se réunissent l'une à l'autre et avec celles du côté opposé ; elles établissent ainsi une communication entre les deux troncs latéraux *d*.

Enfin, les trachées *h*, *i*, *k*, qui vont aux pattes et la trachée *l*, qui va à la tête. Nous ne nous occuperons pas de ces quatre dernières trachées, qui n'ont aucune importance pour l'étude que nous nous sommes proposés de faire.

A sa naissance, la petite Nèpe mesure 4 millimètres de la pointe du rostre à l'extrémité du siphon. Au bout de sept à huit semaines environ, après avoir subi quatre mues, son corps atteint une longueur de 14 mm., chez les mâles, et de 16 mm., chez les femelles. La larve mue alors pour la cinquième fois et se transforme en imago.

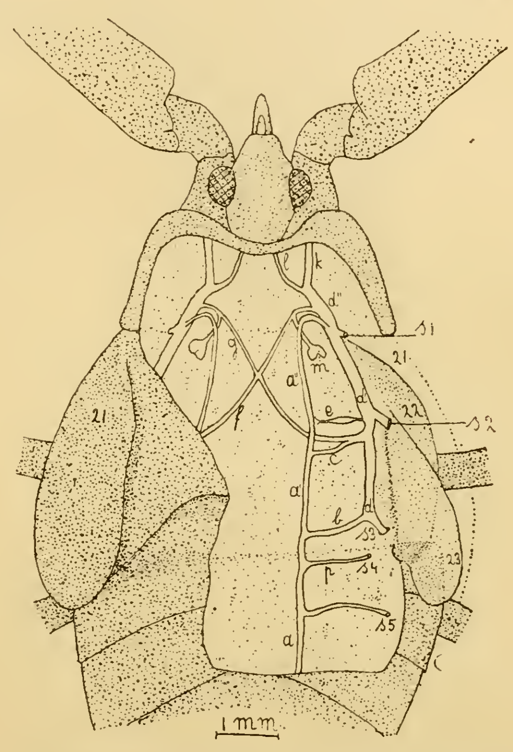


FIG. II. Larve de Nèpe, entre la quatrième et la cinquième mue. Le tégument dorsal du thorax et des premiers segments abdominaux est en partie enlevé, ainsi que tous les muscles et les organes sous-jacents ; le système trachéen seul a été laissé en place.

Pendant la durée de la vie larvaire, le système trachéen ne subit pas de changements importants. Mais, dans les jours qui précèdent la dernière mue, on voit apparaître les rudiments d'organes nouveaux, dont sont pourvus les imagos, et l'on constate qu'il y a quelques modifications dans la disposition des trachées.

La figure II représente le système trachéen d'une larve de Nèpe, qui a subi sa quatrième mue, mais qui est encore éloignée de plusieurs jours de la cinquième et dernière (transformation en imago).

De la trachée *g* se détache une courte trachée qui se termine par un

amas de tissu *m* ; c'est l'ébauche du sac aérien *m*, que nous observerons chez l'imago.

La trachée fusiforme *e* a un peu reculé ; au lieu d'être en avant de *s*2, elle se trouve, à présent, en arrière. La trachée *f*, au lieu d'arriver directement au tronc *d*, se joint à la trachée *c*, à l'endroit où celle-ci rejoint le tronc *d*.

Les modifications augmentent à mesure que la larve se rapproche de la cinquième mue. Le jour qui précède celle-ci, le système trachéen est à peu près semblable à ce qu'il sera, lorsque l'imago vient de se transformer.

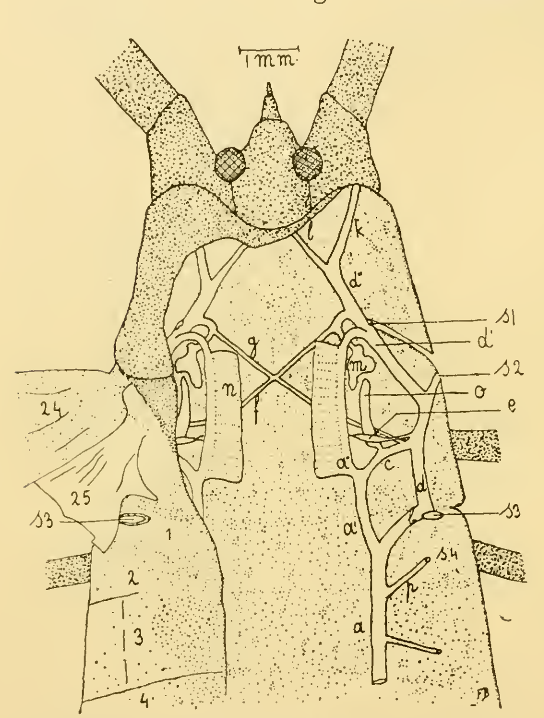


FIG III. Nèpe tuée pendant qu'elle se transformait en imago. Tous les organes sont enlevés ; le système trachéen seul a été laissé.

J'ai eu l'occasion, une fois, de surprendre une Nèpe, au moment où elle effectuait sa dernière mue ; l'imago se dégageait de la dépouille larvaire.

La figure III représente quel est l'état du système trachéen, à ce moment-là.

L'amas de tissu *m*, que nous avons observé chez la larve adulte, s'est développé. En outre, on constate la formation d'un deuxième amas de tissu *o*, en forme de cône allongé, en relation avec la trachée *c*.

Ensuite, contre le côté interne de la trachée *a*'', on observe un troisième amas de tissu blanc-laiteux *n*, contenant de nombreuses petites trachées qui viennent du dit tronc trachéen *a*'' et qui sont perpendiculaires à la direction de celui-ci ; c'est ce qu'on appelle l'organe parenchymateux-trachéen.

Les trachées en général, et surtout la trachée *a*, ont augmenté de volume ; il n'y a plus guère de différence entre le diamètre de cette dernière et celui de la trachée *d*.

Enfin, à l'abdomen, à chaque segment, une trachée transversale (schématiquement indiquée sur la fig. IV, *t*) établit indirectement une communication entre les deux troncs longitudinaux *a*.

Le système trachéen a alors presque sa conformation définitive. En effet, chez l'imago complètement développé, fig. IV, les seuls changements que l'on observe sont : 1° la transformation de l'amas de tissu *m* en un vaste sac aérien bilobé et 2° la transformation de l'amas de tissu *o* en un autre sac aérien allongé, beaucoup plus petit que le précédent.

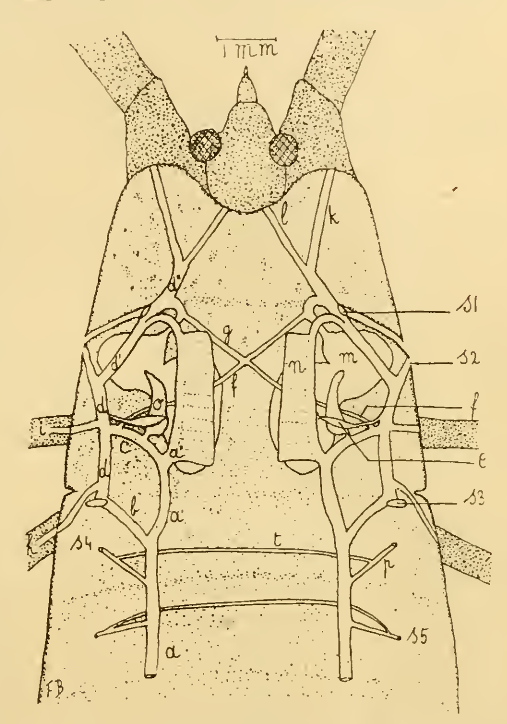


Fig. iv. Nèpe imago, complètement développé. Tous les organes sont enlevés ; le système trachéen seul a été laissé.

A l'exception de la trachée *d'* qui est flasque [1] entre les stigmates *s*2 et *s*1, toutes les trachées sont tubulaires p. p. d. [1].

Nous allons maintenant donner quelques indications sur les stigmates et voir quelles transformations ils subissent, lorsque la Nèpe passe de l'état larvaire à celui d'imago.

Nous étudierons ensuite les organes accessoires du système trachéen : les sacs aériens et l'organe parenchymateux trachéen.

Chapitre II

Les stigmates

Il y a, chez la *larve*, dix paires de stigmates, sur lesquels nous ne pouvons donner beaucoup de renseignements ; car, vu leur situation et leurs faibles dimensions, l'étude de leur conformation est presque impossible.

Les stigmates de la première paire *s*1 (fig. I et II) sont situés dans la

1. Pour l'explication de ces termes, voir notre étude sur l'Hydrophile (1912).

peau molle qui unit le prothorax au mésothorax ; ils sont tout particulièrement petits. Les stigmates des neuf autres paires sont tous situés à la face ventrale du corps ; ils s'ouvrent au fond d'une gouttière ciliée 30 (fig. V), qui va de l'extrémité du siphon au stigmate métathoracique *s*2, lequel est à la base du fourreau de l'aile 23.

Chez l'*imago* (fig. IV), les stigmates ont subi de grandes modifications.

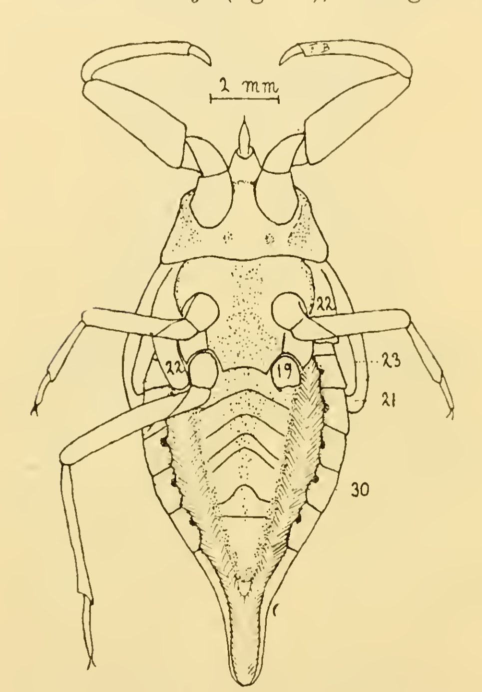


FIG. V. Larve de Nèpe, entre la quatrième et la cinquième mue, vue par la face ventrale. Un des membres postérieurs a été enlevé et la plaque coxale 22 coupée, pour laisser voir le prolongement de la gouttière ciliée 30, jusque sous cette plaque.

Les stigmates pro-mésothoraciques *s*1 sont situés, à la face latéro-ventrale, dans la peau molle qui unit le prothorax au mésothorax. Ces stigmates qui, ainsi que nous l'avons signalé, sont fort petits chez la larve, sont, au contraire, de grande dimension, chez l'imago. On en trouvera une bonne description et une figure dans la thèse de DOGS. Je me contenterai d'indiquer que leur aspect est fort bizarre ; ils paraissent fermés par une mince membrane blanchâtre, plissée, dans laquelle on a beaucoup de peine à constater une petite ouverture.

Chez la larve, les stigmates métathoraciques *s*2 sont assez importants ; chez l'imago, ils sont de si petites dimensions et ils sont si bien cachés qu'il est extrêmement difficile de les voir. Ils sont au fond de la gouttière latérale du métathorax, en partie dissimulés par une petite cupule chitineuse sur laquelle est tendue une membrane rouge avec un point foncé au centre [1] (voir fig. VI, 16).

Les stigmates abdominaux de la première paire *s*3 (stigmates métathoraciques de beaucoup d'auteurs), chez l'imago, sont situés, à la face dorsale de l'abdomen, vers l'extrémité du métaphragma. Ces stigmates sont

1. J'ignore ce qu'est cet organe énigmatique ; un autre semblable 17 se trouve tout près et un peu en avant du premier stigmate abdominal *s*3.

bien décrits et sont représentés par une figure dans le travail de DOGS. Je me contenterai d'indiquer que, comme c'est le cas pour les *s*1 et les *s*2, ils sont fermés par une mince membrane, plissée, qui rend très difficile de voir leur orifice, lequel est fort petit.

Des expériences physiologiques me permettent d'affirmer que les stigmates de ces trois paires, *s*1, *s*2, *s*3, sont perméables.

Les stigmates abdominaux des 2e, 3e, 4e, 5e, 6e et 7e paires (*s*4, *s*5, *s*6, *s*7, *s*8, *s*9) sont imperforés, chez l'imago ; ceux des 4e, 5e et 6e paires (*s*6, *s*7, *s*8) sont transformés en organes spéciaux, probablement sensoriels.

Ces stigmates n'ayant pas d'importance dans l'acte respiratoire, je ne m'en occuperai pas. On en trouvera la description et des figures dans le travail de BAUNAKE, qui a fait de ces organes une étude spéciale.

Les stigmates de la dixième paire sont situés, chacun respectivement, à la base de la moitié correspondante du siphon. Ils sont constitués par un orifice rond, garni à la périphérie de longs poils qui convergent, formant ainsi un cône de cils protecteurs.

Donc, chez la Nèpe imago, il n'y a que quatre paires de stigmates qui fonctionnent ; ce sont les *s*1, *s*2, *s*3 et *s*10.

Je dois signaler ici que ces stigmates présentent une particularité bizarre. Ils sont dépourvus d'appareil d'occlusion ; ils n'ont point de glotte. En outre, ceux des trois premières paires, *s*1, *s*2, *s*3, sont aussi dépourvus d'appareil cilié protecteur.

Nous avons vu que, chez la larve, à l'exception des *s*1, tous les autres stigmates sont situés au fond d'un sillon ventral cilié (30, fig. V), qui sert de canal aérien. Chez l'imago, ce conduit cilié disparaît ; et la plupart des stigmates qui étaient en rapport avec lui perdent leur fonction.

Les stigmates de la dixième paire *s*10 sont situés à la base de chacune des valves qui constituent le siphon. Celui-ci résulte de la transformation du huitième segment larvaire dont les parties latérales s'allongent et s'amincissent, tandis que la partie médiane disparaît.

Dans un précédent travail [1], j'ai expliqué comment se fait cette transformation et j'ai donné plusieurs figures explicatives.

Le jour qui précède la dernière mue, il est assez facile d'enlever à la larve (préalablement tuée) la peau, qui est prête à se détacher ; on met ainsi à découvert l'imago qui est presque entièrement formé. Dans ces

1. *Bul. Soc. Zool. de Genève*, 1908. Dans ce travail, j'ai, par erreur, mal désigné les segments abdominaux. Ce que j'appelle 7e segment, c'est le 8e ; ce que j'appelle, 6e c'est le 7e etc

conditions, on voit exactement comment le siphon se constitue et à quelles parties de la larve il correspond. Il est facile de savoir quand la larve va subir sa cinquième et dernière mue ; parce que, deux jours avant celle-ci, les fourreaux des élytres, qui étaient bruns-jaunes, deviennent noirs.

Chapitre III

Les organes parenchymateux-trachéens et les sacs aériens

On appelle organes parenchymateux-trachéens, deux bandes de tissu

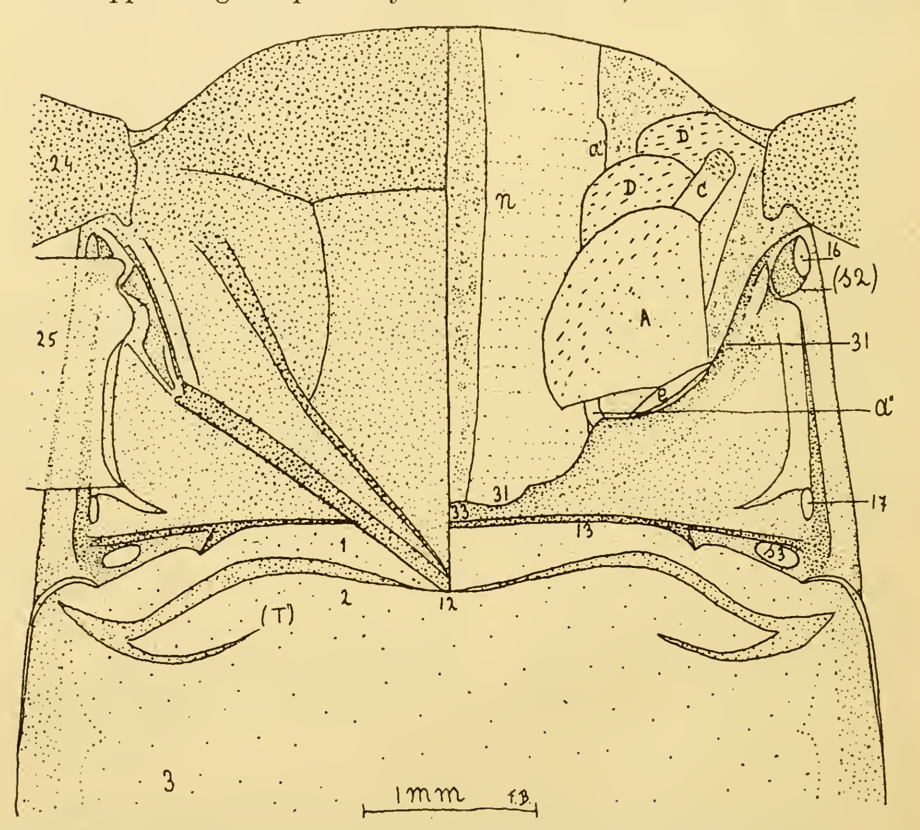


Fig. VI. Méso-métathorax et premiers segments abdominaux d'une Nèpe imago, vus par la face dorsale. A droite : On a enlevé le tégument du mésothorax seulement, ainsi que l'aile.

blanc laiteux *n* qui, chez la Nèpe imago, sont accolées à la trachée *a*'' et en connexion intime avec elle.

Dufour les appelle « sachets sous-scutellaires » et il les considère comme étant des sortes de poumons.

Mais la plupart des naturalistes, sans attacher d'importance à ces

organes, admettent simplement qu'ils font partie du système musculaire thoracique.

Cependant Dogs (1908) fait avec raison remarquer que ces deux bandes de tissu blanc sont composées de faisceaux de trachées entremêlées de cellules allongées, à noyau apparent ; mais qu'on n'y observe aucune fibre

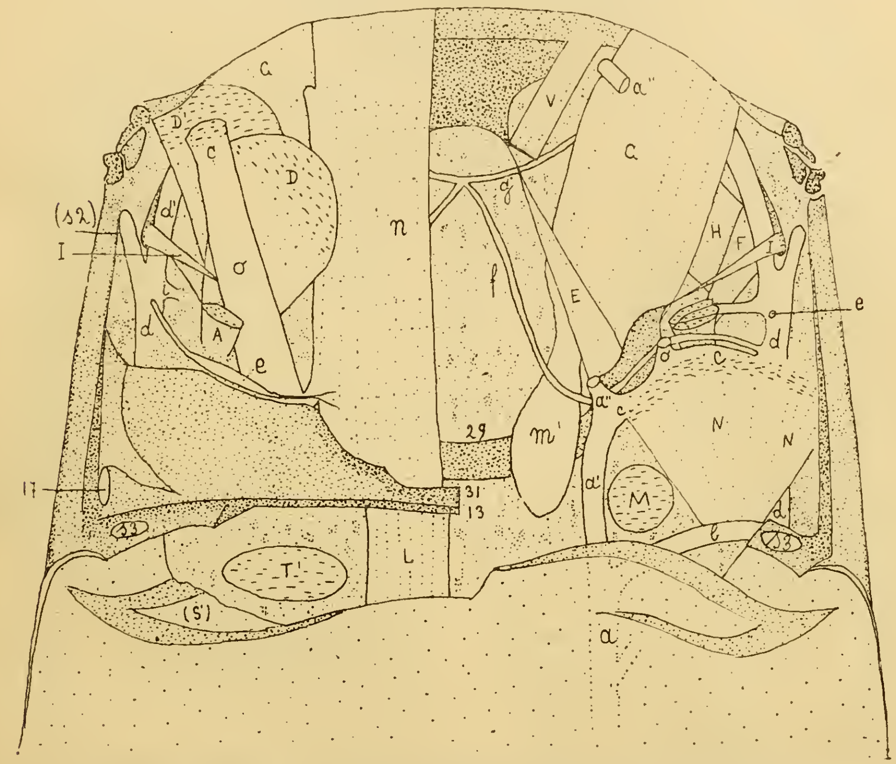


Fig. VII. On a enlevé, en outre :

A gauche : Le muscle A ; puis le tégument de la région antérieure et latérale du métathorax, de façon à découvrir la trachée *d*. On a enlevé aussi, en partie, le tégument dorsal du premier et du deuxième segment abdominal.

A droite : Le tégument dorsal du métathorax est presque entièrement enlevé. On a ôté, en outre, l'organe trachéo-parenchymateux *n* et la trachée attenante *a*" ; les muscles D, D' ; le sac aérien *o* C et la trachée fusiforme *e* ; le muscle L, tout ce qui concerne le système digestif, le système nerveux et le système circulatoire. La trachée *a* est schématiquement indiquée en pointillé, comme si elle était vue par transparence à travers le tégument dorsal de l'abdomen.

musculaire. Dogs, comme Dufour, admet que ce sont des sortes de poumons.

Ferrière (1913) considère les organes parenchymateux-trachéens comme étant des muscles dégénérés. Son opinion résulte de l'étude comparative de la constitution histologique de ces organes — chez la Nèpe, la Ranâtre et la Naucore à l'état d'imago — et aussi du fait qu'il a trouvé,

exceptionnellement, des Nèpes, chez lesquelles ces organes étaient représentés par de véritables muscles.

Nous savons, d'autre part, qu'il y a, en outre, dans le thorax, deux

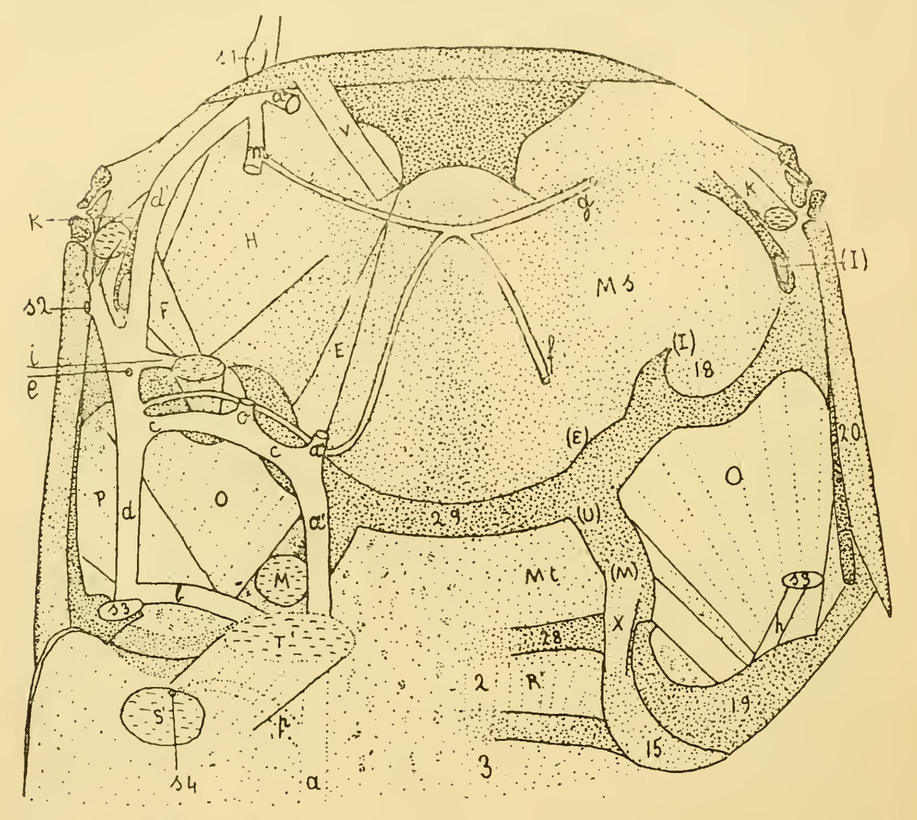


FIG. VIII. On a enlevé, en outre :

A gauche : Le sac aérien *m* G ; le muscle X et le muscle Y (voir fig. X), placé au-dessous de lui ; ainsi que ce qui restait du tégument dorsal de l'abdomen.

A droite : Les muscles E, F, H ; le moignon qui restait des muscles A, D, D' ; les trachées *d*, *d'*, *a*, *a'*, *c*, *b*, etc. ; les muscles P, M, T', S'. On a enlevé, en outre, le dernier morceau du tégument du métathorax, attenant encore au *s*3 ; ainsi que les segments abdominaux, de façon à découvrir la hanche 19 du membre postérieur droit.

paires de sacs aériens ; l'un *m* est en rapport avec la trachée *g* ; l'autre *o* s'insère à la trachée *c* (fig. IV).

Or, lorsqu'on étudie, au microscope, la paroi de ces sacs, on constate que, contre la face ventrale du sac *o* et contre la face dorsale du sac *m*, il y a une très mince lame d'un tissu (C, fig. X et G, fig. IX), qui est semblable à celui qui constitue l'organe parenchymateux-trachéen *n*. Une partie *m'* du sac *m* traverse cette lame de tissu G et s'étend en arrière de celle-ci, quelquefois, jusque dans l'abdomen (voir fig. IX).

Les naturalistes qui ont étudié le système respiratoire de la Nèpe se sont contentés, jusqu'à présent, d'observer celui-ci à l'exclusion des autres organes.

La chose est d'autant plus compréhensible que, chez cet insecte, les muscles étant peu développés et peu apparents, il est relativement facile d'isoler par la dissection et de ne laisser subsister que le réseau des trachées. C'est le cas, en particulier, pour les dessins qu'ont donnés Dufour, Dogs, Ferrière et pour les figures I, II, III et IV du présent travail.

Malheureusement, il en résulte qu'on se fait du système trachéen une idée fausse et tout à fait incomplète ; les figures le représentent toujours sur un seul plan et l'on ne peut comprendre quels sont les rapports des trachées et des sacs aériens avec les organes que l'on a enlevés.

J'ai pensé que, peut-être, la connaissance des connexions qui existent entre le système trachéen et le système musculaire

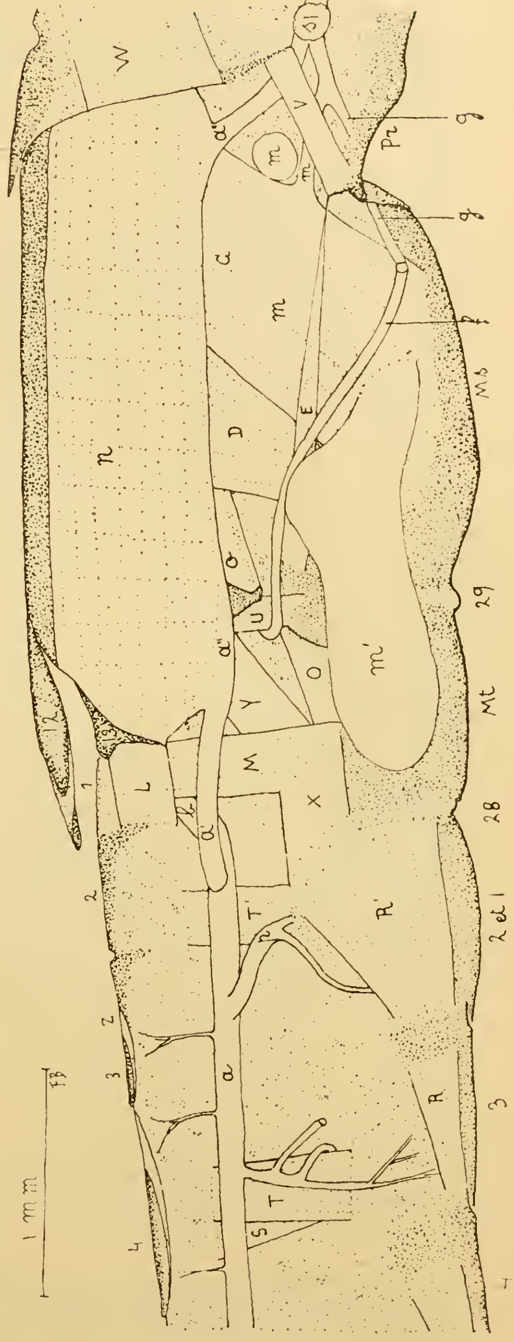


Fig. IX. Coupe sagittale du corps d'une Nèpe, comprenant le méso et le métathorax ainsi que les trois premiers segments abdominaux. Tout ce qui concerne le système nerveux, le système digestif (intestin, œsophage, glandes salivaires, etc.), et le système circulatoire a été enlevé.

Le premier segment abdominal n'est pas visible à la face ventrale du corps ; sur la ligne médiane, il est atrophié et confondu avec le second ; plus latéralement, il forme la paroi de la cavité cotyloïde des hanches postérieures. Il n'est franchement discernable que sur les côtés de l'abdomen. A la face dorsale, il n'y a pas de démarcation nette entre le premier et le second segment abdominal.

de la Nèpe me donnerait quelques éclaircissements, ou quelques vues nouvelles, sur les différents points que je viens de signaler. Malgré ses difficultés, j'ai essayé de faire cette étude. Les résultats que j'ai obtenus sont intéressants ; je vais rapidement les indiquer.

Plutôt que de me livrer à une longue et ennuyeuse description, j'ai établi deux séries de figures. L'une (fig. VI, VII et VIII) représente la dissection dorso-ventrale du thorax ; l'autre (fig. IX, X, XI et XII) représente la dissection de la moitié gauche du corps d'une Nèpe, à partir du plan sagittal. Les différents organes étant, sur toutes ces figures, désignés par les mêmes lettres ou chiffres, il est facile de les identifier

Malheureusement, vu la forme aplatie du corps de la Nèpe, il ne m'a pas été possible d'établir ces deux séries de figures à la même échelle. Les figures qui représentent la dissection du corps suivant le plan sagittal sont à une plus grande échelle que celles qui représentent la dissection du corps à partir de la face dorsale [1].

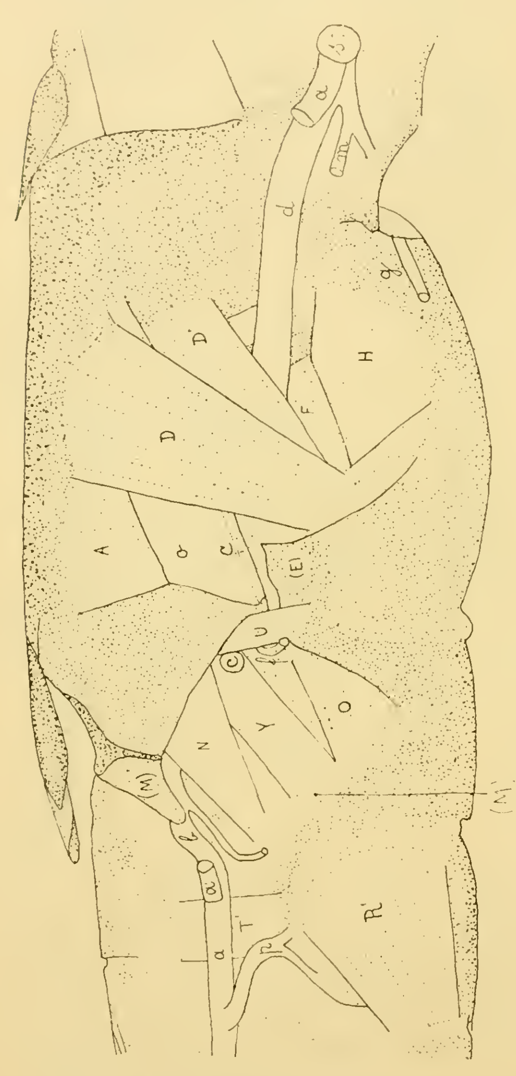


FIG. X. On a enlevé, en outre : L'organe trachéo-parenchymateux *n* et la trachée attenante *a''* ; le sac aérien *m* G ; les trachées *a'* et *f* ; les muscles L, M, X, V et E.

1. Voici comment j'ai procédé pour faire ces minutieuses préparations.

Les dissections ont été faites sous la loupe montée et, surtout, sous le microscope, à l'aide d'un prisme redresseur. Les Nèpes ne furent pas disséquées à l'état frais ; mais après un séjour de 24 ou 48 heures dans une solution de formol à 1 $\frac{1}{2}$ ou 2 p. 100. Ce liquide a le grand avantage de laisser subsister l'air dans les trachées et dans les sacs aériens, pendant longtemps, ce qui en facilite l'étude.

Voici ce qui résulte de cette étude :

Au point de vue topographique — c'est-à-dire considéré par rapport à ses insertions au tégument, à ses relations avec les autres muscles et avec la trachée *a''* — l'organe trachéo-parenchymateux *n* de la Nèpe est à la place où se trouve, chez les autres Insectes, le grand muscle longitudinal du thorax [1], comme c'est le cas, par exemple, chez la Ranâtre, le Dytique et l'Hydrophile (pour ne parler que des Insectes que j'ai plus spécialement étudiés).

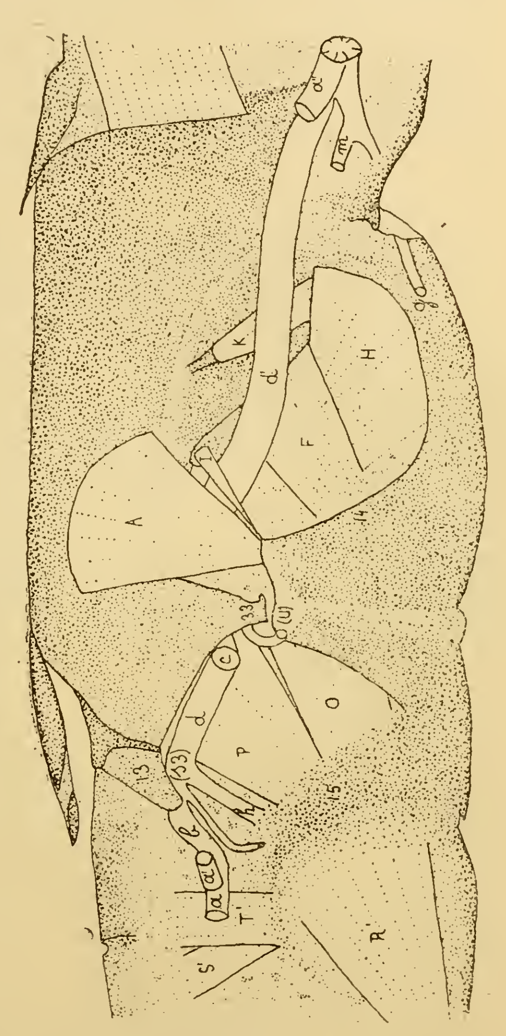


FIG. XI. On a enlevé, en outre :
Les muscles D, D', U, Y, N; la trachée *p* et une partie de la trachée *a*.

Si l'on ajoute, à cela, le fait, signalé plus haut, que l'on a observé quelques sujets exceptionnels chez lesquels l'organe trachéo-parenchymateux s'est trouvé être un véritable muscle, on est bien forcé d'admettre que cet organe est l'homologue du grand muscle longitudinal dorsal du thorax. Nous constatons, d'autre part, que la mince lame de tissu C, qui adhère au sac aérien *o*, est l'homologue du muscle latéral postérieur du métathorax.

Enfin, la lame de tissu G, contiguë au sac aérien *m*, qui s'insère, d'une part, au tégument du scutellum et, d'autre part, au sternum, peut être considérée comme étant l'homologue des muscles sternali-dorsaux. Et, dans ce cas, le sac aérien *m* serait l'homologue du sac aérien qui, chez l'Hydrophile et chez le Dytique, occupe l'espace

1. Sous réserve de la remarque qui termine ce chapitre.

compris entre le métasternum et les muscles sternali-dorsaux [1].

Nous avons indiqué, plus haut, que ces lames de tissu, attenant à la trachée *a''* et aux sacs aériens *m* et *o*, n'ont ni l'aspect, ni la conformation histologique d'un muscle — sauf dans quelques rares cas exceptionnels ? Ces tissus sont composés d'éléments allongés, prenant bien la coloration, qui sont disposés en traînées longitudinales, parallèlement à la trachée ou au sac aérien qui leur est contigu. Ils sont entremêlés d'une quantité de petites trachéoles, qui, elles, sont perpendiculaires à la direction de ces traînées.

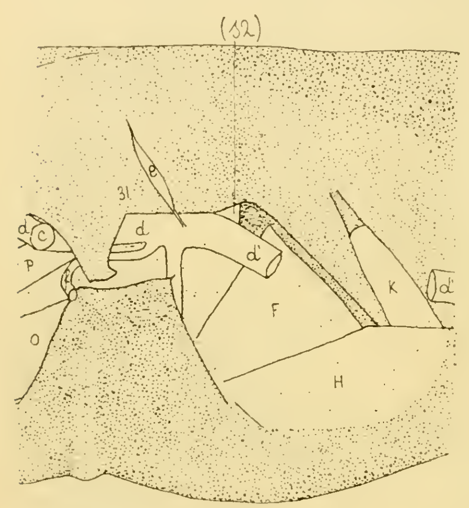


FIG. XII. On a enlevé, en outre : Les muscles A, I' et un morceau de la trachée *d'*.

Cependant, je dois faire observer que, chez les Nèpes qui viennent de se transformer en imago et chez les larves adultes, ces organes ont une conformation et une constitution histologique qui se rapprochent de celles des muscles.

La lame est plus épaisse ; lorsqu'on dissèque l'insecte, elle est facile à voir et elle a tout à fait l'apparence d'un muscle. Si on l'examine au microscope, on constate qu'elle est composée de fibres, semblables aux fibres musculaires, parallèles les unes aux autres. Ces fibres, toutefois, ne sont pas striées ; elles ont un aspect granuleux et elles contiennent des noyaux ovalaires peu apparents, disposés dans le sens des fibres. Celles-ci se résolvent en fibrilles. Entre les fibres, et accolées à leurs parois, on observe souvent de petites cellules à noyau apparent.

Le manque de striation n'infirme aucunement mon opinion qu'il s'agit de muscles ; car, dans certains cas, les fibres striées perdent leur striation

PÉREZ, qui a fait, chez *Calliphora erythocephala*, une étude très complète des phénomènes histologiques qui surviennent pendant la nymphose, PÉREZ, dis-je, a constaté « qu'au début de celle-ci, certains muscles thoraciques — entre autres, précisément ceux qui correspondent à ceux

1. Ce sac est désigné par les lettres *g c* dans mon travail sur l'Hydrophile (1912, fig. XIII, XV). Il est désigné par la lettre *b*, dans mon second travail sur les Dytiques (1914, fig. 1).

qui nous occupent — perdent leur striation et se transforment en masses homogènes plus ou moins granuleuses ».

La Nèpe étant un Insecte à métamorphoses incomplètes, elle ne subit pas une brusque crise de nymphose ; elle se transforme progressivement pendant toute la durée de la vie larvaire. Il n'est donc pas illogique de penser que ses muscles thoraciques (longitudinaux dorsaux et sternali-dorsaux) passent cette période comme le font ceux de *Calliphora*, pendant la crise de nymphose. Ils n'ont pas de striation et, comme ils sont destinés à disparaître, ils ne l'acquièrent pas. Au contraire, ils s'atrophient de plus en plus.

L'organe trachéo-parenchymateux *n* existe pendant le 5[e] stade larvaire ; on l'observe aussi pendant le 4[e] stade. J'ai réussi à constater sa présence à la fin du 3[e] stade ; mais la lame de tissu est alors si petite et si peu nette qu'il est fort difficile d'arriver à la distinguer.

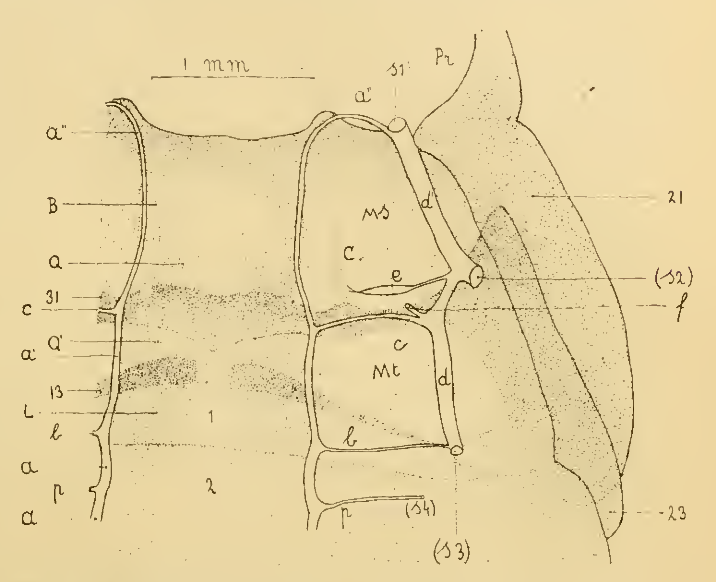


Fig. XIII. Méso-métathorax et premiers segments abdominaux d'une larve de Nèpe, entre la troisième et la quatrième mue.
L'insecte a été disséqué à partir de la face ventrale, dont le tégument est enlevé, ainsi que tous les organes contenus dans le corps, à l'exception du système trachéen et des muscles B, C, Q, Q', L, qui sont appliqués contre le tégument dorsal, auquel ils s'insèrent.

Pendant ces trois stades, la lame de tissu a la même situation que chez l'imago. Elle a l'aspect d'un muscle, vaguement fusiforme, dont les extrémités s'insèrent au prophragma et au mésophragma (B, fig. XIII) [1]. Elle est contiguë à la trachée *a''* ; mais elle n'est pas en connexion intime avec elle ; il est facile de l'en séparer.

C'est pour cela que, si l'on ne prend des précautions spéciales, on l'enlève toujours, en disséquant le système trachéen de la larve et celle-ci paraît dépourvue d'organe parenchymateux trachéen.

1. Chez l'imago, la partie médiane du mésophragma 31 s'accolle au métaphragma 13 et fusionne avec lui.

En effet, la trachée *a''* ne lui fournit que quelques minuscules trachéoles qui se subdivisent en arborisations entre les fibres. Ce n'est qu'au dernier moment, quand la larve va subir sa dernière mue et que la trachée de l'imago se constitue, que se forment les nombreuses trachéoles, perpendiculaires au tronc de la trachée *a''*, qui pénètrent dans la lame de tissu et en font, pour ainsi dire, une annexe de la trachée.

Le phénomène est identique à celui que l'on observe chez d'autres Insectes, à ce moment-là de leur évolution : l'apparition subite de nombreuses trachées et l'invasion de celles-ci entre les fibres du muscle longitudinal dorsal est un des derniers phénomènes qui survient pendant la nymphose ; il ne se produit que peu de temps avant l'éclosion de l'imago.

On est donc amené à penser que le tissu, dont on peut encore reconnaître la nature musculaire chez la larve adulte, s'est transformé, chez l'imago complètement développé.

Le sarcoplasme des fibres musculaires ayant disparu, l'organe entier s'est rétréci et condensé. Il n'est plus composé que de nombreuses trachéoles (dont l'abondance caractérise justement les muscles vibrateurs longitudinaux dorsaux) et des débris du tissu musculaire : sarcolemme, noyaux, cellules interfibraires. Ces éléments conservent la disposition « en traînées », qui résulte de la constitution antérieure de l'organe, en fibres parallèles les unes aux autres.

Nous arrivons donc à la conclusion que, chez la Nèpe imago, l'organe trachéo-parenchymateux *n* et les lames de tissu accolées aux sacs aériens *o* et *m* sont les homologues des muscles longitudinaux dorsaux, latéraux dorsaux postérieurs et sternali-dorsaux, qui sont en train de disparaître, chez les représentants du genre Nèpe.

Or, le vol résultant du fonctionnement de ces muscles, on est forcé d'admettre que les Nèpes ne peuvent voler puisque, chez elles, les muscles nécessaires à cette fonction n'existent plus, sauf, à l'état d'exception, chez quelques rares sujets ?

Le fait est d'autant plus intéressant que les Hémiptères aquatiques sont effectivement en train de perdre la faculté de voler. Chez plusieurs d'entre eux, il existe déjà des formes aptères ; par exemple, chez la Naucore et chez l'Aphelocheirus.

Nous saisissons donc, pour ainsi dire, au début, l'évolution vers une nouvelle forme. De même qu'il y a des Naucores ailées et des Naucores aptères, il apparaîtra peut-être, plus tard, des Nèpes aptères.

Nous arrivons donc aux mêmes conclusions que Ferrière, quoique

nous ayons suivi dans nos recherches une tout autre voie que lui.

En effet, Ferrière a fait une étude comparative de l'histologie de l'organe trachéo-parenchymenteux seul, chez la Naucore, la Nèpe et la Ranâtre, imagos. Tandis que nous, nous avons fait, chez la Nèpe seule, mais à l'état larvaire et à l'état d'imago, une étude topographique, et aussi un peu histologique, non pas seulement de l'organe trachéo-parenchymateux, mais aussi des deux autres sacs aériens thoraciques.

Avant de terminer ce chapitre, je dois faire une remarque.

J'ai considéré l'organe trachéo-parenchymateux *n* et les lames de tissu accolées aux deux sacs aériens *o* et *m* comme étant les homologues des muscles : longitudinaux dorsaux, latéraux dorsaux postérieurs et sternali-dorsaux chez le Dytique et chez l'Hydrophile. Ce n'est pas absolument exact.

En effet, chez ces insectes, ces muscles sont dans le métathorax ; tandis que, chez la Nèpe, les organes que je leur homologue sont dans le mésothorax. Cela provient de ce que, chez ce dernier insecte, toute la partie dorsale médiane du métathorax a disparu ; elle est remplacée par le scutellum (mésothorax) qui en a pris la place. Chez la Nèpe imago, le métathorax n'existe plus qu'à la face ventrale et, surtout, sur les côtés du thorax, pour loger les muscles moteurs des pattes postérieures. Les figures XIII et VI feront aisément comprendre cette disposition.

DEUXIÈME PARTIE

PHYSIOLOGIE

Chapitre IV

Mouvements respiratoires ; muscles respirateurs

Je n'ai étudié les mouvements respiratoires que chez l'imago.

Lorsqu'on observe une Nèpe libre, dont l'extrémité seule du siphon atteint la surface de l'eau, on constate, quand l'insecte respire, de très faibles mouvements de la face ventrale de l'abdomen.

Dans quelques cas, — par exemple, si la Nèpe, effrayée, part subitement à la nage, — on voit, parfois, des bulles d'air s'échapper par l'extrémité du siphon et aussi de dessous les élytres.

Il est facile de rendre ces phénomènes plus apparents. On peut d'abord augmenter le besoin de respirer en empêchant la Nèpe, pendant quelques

heures, d'atteindre la surface de l'eau. On peut aussi mettre à découvert une partie de la face dorsale de l'abdomen, en amputant le tiers postérieur des ailes et des élytres. Dans ces deux cas, les mouvements respiratoires deviennent plus énergiques et plus apparents.

Lorsque la face dorsale de l'abdomen est découverte, on constate qu'elle est en entier revêtue d'une couche d'air qui y adhère ; et, si l'on enlève celui-ci en l'aspirant, on voit la Nèpe faire des mouvements respiratoires et reconstituer au plus vite cette provision d'air.

Comme le corps est immergé en entier et que, seule, l'extrémité du siphon émerge, on est bien forcé d'admettre que la Nèpe inspire par l'intermédiaire des deux stigmates qui sont à la base du siphon et qu'ensuite elle expire cet air, par ses stigmates thoraciques, et l'accumule dans l'espace abdomino-dorsal sous-élytral.

Mais, avant d'étudier ce phénomène, nous devons dire quelques mots des mouvements respiratoires.

Lorsque la Nèpe respire activement, on voit la face dorsale de l'abdomen mise à découvert s'élever et s'abaisser d'une manière rythmique bien apparente, environ douze fois par minute. Comme ce mouvement ne se produit que lorsque le siphon est en contact avec l'atmosphère et comme, d'autre part, il précède et accompagne l'apparition de l'air sur la face dorsale de l'abdomen, il est logique d'admettre qu'il est la manifestation de l'acte respirateur.

On pourrait donc penser que l'élévation de la face dorsale de l'abdomen correspond à l'inspiration et que son abaissement correspond à l'expiration ; cependant, tel n'est pas le cas.

Si, au lieu d'observer la Nèpe perpendiculairement à sa face dorsale, on l'observe parallèlement à celle-ci et par derrière, on constate que le mouvement de l'abdomen est assez complexe.

L'abdomen, en réalité, s'aplatit, lorsque la paroi dorsale s'élève ; parce que, à ce moment, la paroi ventrale s'élève aussi et, proportionnellement, elle s'élève davantage que ne le fait la paroi dorsale.

Il semble que la paroi ventrale, attirée en haut, se porte contre la paroi dorsale et entraîne celle-ci dans son mouvement ascendant, auquel tout l'abdomen participe.

En outre, cet aplatissement n'est pas la conséquence d'un simple rapprochement dorso-ventral des deux faces de l'abdomen. Normalement, à l'état de repos, par le fait de l'élasticité du tégument, la paroi ventrale a une forme régulièrement convexe. Lorsque l'abdomen s'aplatit, ce sont

surtout les régions latérales de cette face qui, par suite de la contraction des muscles abdominaux dorso-ventraux, se rapprochent de la face dorsale ; elles se dépriment et prennent une forme concave. Un coup d'œil sur la fig. XIV complétera cette explication et la rendra plus claire.

Ces mouvements sont d'autant plus marqués que la Nèpe est plus essoufflée. Lorsqu'elle a beaucoup de peine à respirer, elle pousse, en outre, en avant et rétracte rythmiquement son prothorax ; d'autres fois, à in-

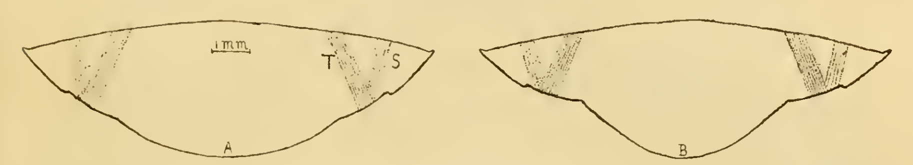


FIG. XIV. Coupe schématique transversale de l'abdomen d'une Nèpe imago. A, inspiration ; B expiration.

tervalles irréguliers et espacés, elle éloigne son abdomen des élytres, puis elle l'en rapproche brusquement.

Nous arrivons donc à la conclusion que chez la Nèpe, à l'état normal, l'acte mécanique de la respiration résulte de mouvements alternatifs d'écartement et d'aplatissement dorso-ventral de l'abdomen.

Nous savons, d'autre part, que, chez l'Hydrophile et chez les Dytiques, l'inspiration et l'expiration résultent de modifications de la capacité du

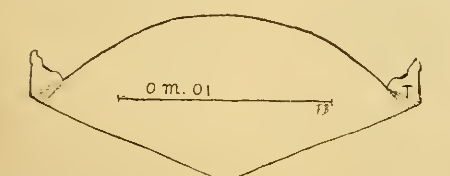


FIG. XV. Coupe schématique transversale de l'abdomen d'un Hydrophile.

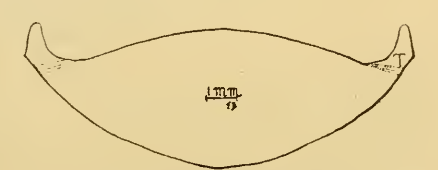


FIG. XVI. Coupe schématique transversale de l'abdomen d'un *Dyticus punctulatus*.

métathorax, qui sont produites par la contraction de divers muscles de cette partie du corps.

Nous allons maintenant montrer que les faits anatomiques concordent avec nos constatations physiologiques. Pour cela, nous allons faire une brève étude comparative des muscles respirateurs chez ces trois insectes.

Les figures XV, XVI et XIV représentent une coupe transversale de l'abdomen, chez l'Hydrophile, chez le Dytique et chez la Nèpe.

On remarque d'emblée que, chez l'Hydrophile et chez le Dytique, les muscles abdominaux dorso-ventraux T sont particulièrement petits

et peu développés. En outre, vu leur situation, on peut admettre que, lorsqu'ils se contractent, ils contribuent plus à tendre la

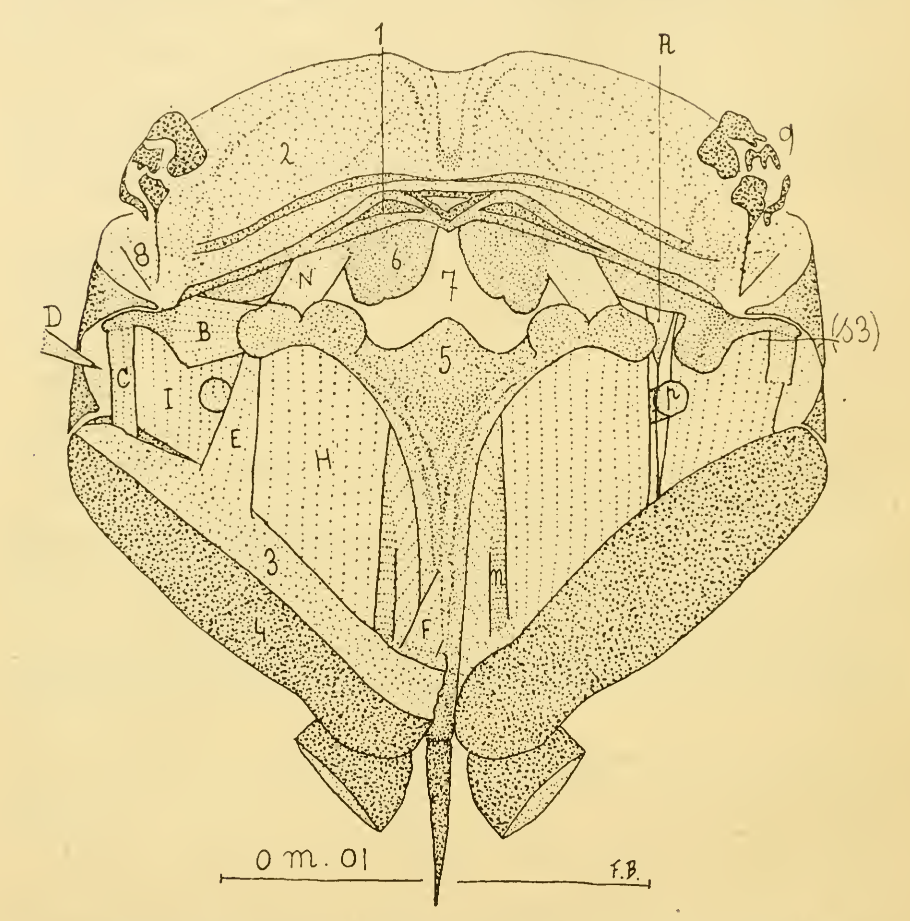


FIG. XVII. Métathorax d'un Hydrophile, vu par derrière; l'abdomen étant supprimé. On a enlevé, en outre, tous les viscères et une partie des muscles moteurs des membres postérieurs, de façon à découvrir l'apophyse métasternale 5, contre laquelle ces muscles s'insèrent.

Toutefois, du côté gauche, on a laissé un morceau de la paroi postérieure de la cavité cotyloïde, afin qu'on puisse voir l'insertion des muscles C, E, F. Pour des raisons de clarté, le muscle D (qui s'insère près du second stigmate abdominal) est tiré à l'extérieur.

Du côté droit, on a enlevé les muscles B, D, C, E, F, pour montrer le muscle R et son tendon (à comparer avec celui du Dytique, fig. XVIII), ainsi que la cupule chitineuse à laquelle s'insère le muscle B. La dimension de cette cupule permet de se représenter la puissance de ce muscle.

Chez l'Hydrophile et chez les Dytiques, le thorax ayant une conformation très différente de celle du thorax de la Nèpe, il ne m'a pas été possible d'employer, pour les figures XVII et XVIII, les désignations dont je me suis servi pour la Nèpe. Un tableau spécial des désignations, pour ces deux figures, est placé à la fin de l'article.

paroi dorsale de l'abdomen qu'à aplatir celui-ci dorso-ventralement

Chez la Nèpe, les muscles abdominaux dorso-ventraux S et T sont, proportionnellement à la taille de l'insecte, beaucoup plus développés que

ce n'est le cas pour ceux des Dytiques et pour ceux de l'Hydrophile.

En outre, ils sont placés de telle manière que, par leur contraction, ils tendent nettement à aplatir l'abdomen dorso-ventralement.

Les figures XVII, XVIII et XIX représentent la région postérieure du segment métathoracique, vue par derrière, l'abdomen étant enlevé, chez l'Hydrophile, chez le Dytique et chez la Nèpe.

Nous savons que, chez l'Hydrophile et chez les Dytiques, l'expiration correspond à l'aplatissement dorso-ventral du métathorax; cet aplatissement résultant de la contraction des muscles furco dorsalis internus (N, fig. XVII et XVIII). L'inspiration, en revanche, correspond au rétrécissement latéral du métathorax.

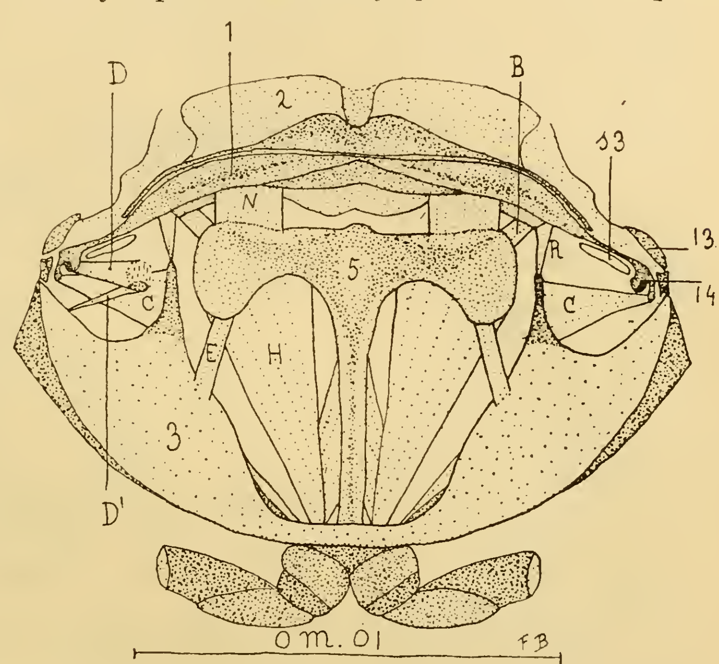


FIG. XVIII. Métathorax d'un *Dyticus marginalis*, vu par derrière, l'abdomen étant supprimé, à l'exception de la face ventrale du premier segment abdominal qui forme la paroi postérieure 3 de la cavité cotyloïde. Les viscères et une partie des muscles moteurs du membre postérieur sont enlevés de façon à découvrir l'apophyse métasternale 5. En outre, pour des raisons de clarté, les muscles des plans postérieurs ne sont pas représentés.

Chez l'Hydrophile, l'inspiration est particulièrement énergique ; elle résulte de la contraction des puissants muscles furco dorsalis lateralis (B, fig. XVII). Chez le Dytique, ce sont les muscles coxo-lateralis (C, fig. XVIII) qui servent, plus spécialement, à l'inspiration.

Chez la Nèpe, fig. XIX, nous constatons bien la présence de deux muscles qui peuvent concourir à l'expiration ; car, lorsqu'ils se contractent, ils aplatissent le thorax dorso-ventralement. Ce sont :

1° Le muscle M, qui s'insère, d'une part, au métaphragma et, d'autre part, à une petite apophyse vers la cavité cotyloïde des hanches posté-

rieures. On peut admettre qu'il est l'homologue du muscle furco dorsalis metathoracis internus N, prolongé par le furco coxalis metathoracis lateralis E, chez l'Hydrophile et chez les Dytiques.

2° Le petit muscle métaphragmo-métasternal (U, fig. IX et X) dont l'action est peu importante.

En revanche, nous ne trouvons, chez la Nèpe, aucun muscle que nous puissions homologuer au muscle furco dorsalis metathoracis lateralis B de l'Hydrophile et du Dytique, ou au muscle coxo lateralis metathoracis C

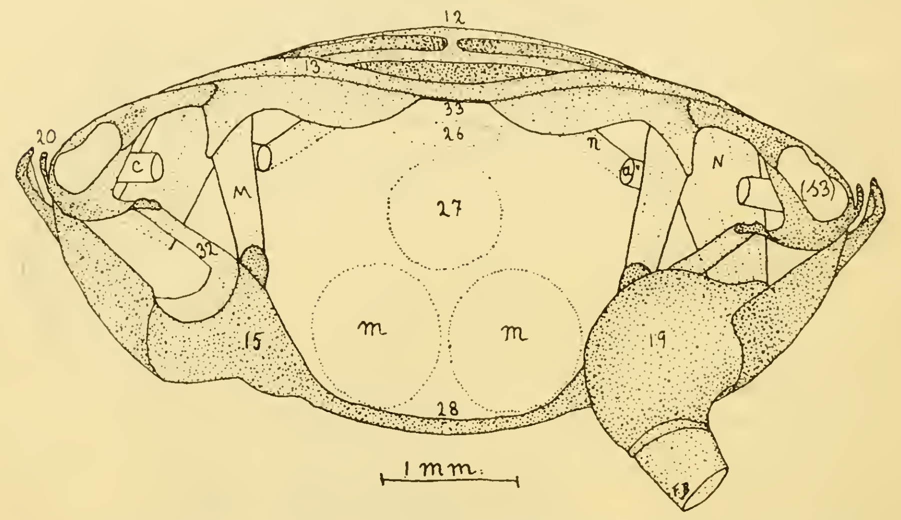


FIG. XIX. Métathorax d'une Nèpe imago, vu par derrière, l'abdomen étant enlevé. A gauche, la hanche du membre postérieur a été enlevée ; on voit la cavité cotyloïde dans laquelle elle se meut. On n'a représenté les viscères que schématiquement et les muscles des plans postérieurs ne sont pas indiqués.

du Dytique. Ces muscles, qui sont antagonistes des précédents, servent à l'inspiration ; lorsqu'ils se contractent, ils rétrécissent latéralement le métathorax.

Chez la Nèpe, il n'y a qu'un seul muscle transversal dans le thorax, c'est le tout petit muscle I (fig. VII et XI). Il peut être homologué au muscle furco lateralis metathoracis (P, fig. VIII de notre travail sur les Dyticidés, 1914). Il est douteux qu'il ait de l'importance pour l'acte respiratoire.

Chez les Dytiques et chez l'Hydrophile, nous avons considéré son action, dans cette circonstance, comme problématique et négligeable.

Nos conclusions, en ce qui concerne la mécanique respiratoire, chez la Nèpe, sont donc conformes aux idées généralement admises, au sujet de la respiration des Insectes : l'expiration est principalement causée par la

contraction des muscles abdominaux dorso-ventraux, elle est active ; l'inspiration, en revanche, résulte de ce que les téguments reprennent leur position première, par le fait seul de leur élasticité ; elle est passive.

Nous avons constaté, d'autre part, que tel n'est pas le cas, chez l'Hydrophile et chez les Dytiques.

Chapitre V

Nous avons indiqué que, chez la Nèpe imago, il y a toujours une certaine quantité d'air sous les élytres, dans ce que nous avons appelé « l'espace abdomino-dorsal sous-élytral ». On en trouve aussi une faible quantité sous le prolongement que forme le bord postérieur du prothorax ; nous appellerons cette région « l'espace rétro-prothoracique 34 ».

Ces deux espaces communiquent l'un avec l'autre par une dépression, qui se trouve, à la face dorsale, du côté interne de la base de l'élytre ; c'est ce que nous appellerons le « passage aérien sous-élytral » (voir fig. XX). Il est recouvert par le bord postérieur du prothorax.

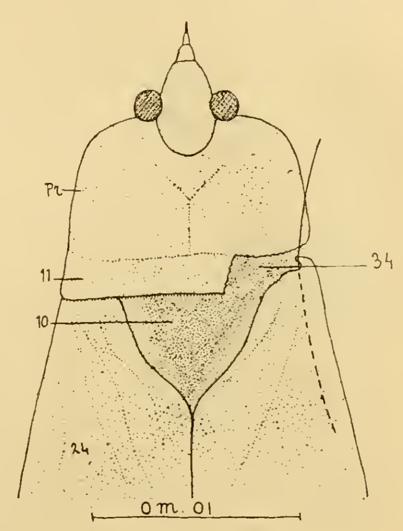


Fig. XX. Nèpe imago. Le rebord du prothorax a été enlevé à droite. Un cheveu est engagé dans le passage aérien sous-élytral, qui fait communiquer l'espace rétro-prothoracique 34 avec l'espace abdomino-dorsal sous-élytral.

Nous savons que, lorsque la Nèpe respire à la surface de l'eau, l'extrémité seule du siphon émerge et entre en contact avec l'atmosphère. La Nèpe doit donc inspirer de l'air par l'intermédiaire des *s*10, placés à la base du siphon et, pour constituer sa provision sous-élytrale, elle doit en expirer une partie par l'intermédiaire des *s*1, *s*2 ou *s*3.

J'ai fait diverses expériences pour tâcher de savoir si l'on peut reconnaître à ces stigmates une certaine spécialisation. Je n'ai pas obtenu de résultats.

Si l'on obture les *s*3 seuls, la Nèpe ne paraît pas incommodée ; elle continue à avoir une provision d'air sous les ailes. Il en est de même, si l'on obture les *s*2 ou les *s*1 seuls.

Si l'on obture les *s*3 et les *s*2, la Nèpe en paraît plus affectée. Les jours

qui suivent l'opération, elle a encore de l'air sous les ailes et elle reforme cette provision, lorsqu'on la lui enlève. Mais, dans la suite, on constate que cette provision tend à diminuer et, quelquefois, elle disparaît complètement.

On peut donc penser que la Nèpe utilise surtout les *s*2 et les *s*3 pour dégager de l'air sous les élytres et dans l'espace rétro-prothoracique et que les *s*1 ne peuvent qu'imparfaitement servir pour cette fonction. La chose n'a, du reste, pas grande importance.

Chez la larve, il n'y a pas de provision d'air à l'extérieur du corps. Une traînée d'air occupe seulement, à la face ventrale, les deux gouttières ciliées latérales (30, fig. V), au fond desquelles sont les stigmates.

Si l'on touche une petite place, à chacune de ces gouttières, avec un fin pinceau imbibé d'alcool, on rend la région touchée mouillable et l'air n'y peut plus adhérer. On crée ainsi une solution de continuité dans la colonne aérienne.

La jeune Nèpe ne paraît pas gênée par cette opération ; elle continue à respirer en mettant l'extrémité de son abdomen en contact avec l'atmosphère. Mais, au bout d'un moment, elle immerge son corps entier, paraît faire des efforts et l'on constate alors, qu'entre l'endroit alcoolisé et le thorax, la gouttière ciliée contient un excès d'air.

En d'autres termes, l'air s'écoulant du thorax vers l'abdomen s'arrête à l'endroit mouillé et s'accumule contre cet obstacle.

On doit donc conclure, qu'à l'état larvaire, la Nèpe n'est pas incommodée, si elle ne peut inspirer que par le ou les stigmates les plus postérieurs et qu'en tous cas, les stigmates thoraciques sont utilisés pour l'expiration, lorsque l'insecte est dans l'eau.

Revenons, maintenant, à l'imago.

Pourquoi conserve-t-il de l'air sous ses élytres et à quoi celui-ci peut-il servir ?

Dans nos études sur d'autres Insectes aquatiques, nous avons admis que l'utilité de cette provision d'air pour la respiration est, probablement, de peu d'importance. Souvent, par contre, elle sert à faciliter la natation, en diminuant le poids du corps ; enfin, elle empêche que l'eau ne vienne mouiller les ailes.

Chez la Nèpe, à mon idée, la provision d'air conservée sous les ailes n'a d'utilité, ni à l'égard de la natation, ni par rapport aux ailes. Nous étudierons ces deux questions dans le chapitre suivant.

En revanche, il est probable que la Nèpe peut utiliser cet air pour ses besoins respiratoires.

Un premier fait que l'on peut facilement constater, c'est que, lorsqu'on met ensemble des larves de Nèpe et des Nèpes imagos, les premières ne quittent la surface qu'exceptionnellement, tandis que les secondes le font assez souvent. Elles se promènent au fond ou sur les végétaux au sein de l'eau. En outre, si l'on empêche des imagos et des larves d'atteindre la surface pour y respirer, les larves meurent plus vite que les imagos. Cela est facile à comprendre ; l'imago emporte avec lui une certaine provision d'air, qui lui sert de réserve, tandis que les larves n'en ont point.

Mais il y a encore autre chose.

Dogs a fait quelques expériences que je vais brièvement résumer.

Lorsqu'on enlève, à une Nèpe, les ailes et les élytres, la couche d'air sous-jacente, par un effet de capillarité, continue à adhérer au corps. Or, des Nèpes ainsi arrangées peuvent vivre pendant plusieurs jours au sein de l'eau, si celle-ci est bien aérée, malgré qu'elles ne puissent atteindre la surface avec leur siphon.

Mais, si l'on touche préalablement la face dorsale de l'abdomen avec un pinceau imbibé d'alcool, la Nèpe ne peut plus conserver de provision d'air, car celui-ci n'adhère plus au tégument. Dans ce cas, la Nèpe ne tarde pas à périr.

Dogs pense donc — et j'admets en partie ses conclusions — que la Nèpe imago utilise l'air qui est sous ses ailes pour ses besoins respiratoires. Non seulement il lui sert de provision ; mais, d'après Dogs, il est probable, en outre, que — par suite des lois de la diffusion des gaz il tend constamment à s'oxygéner au contact de l'eau.

A mon avis, Dogs n'a pas tenu compte d'un phénomène qui, dans ces circonstances, a une certaine importance.

Lorsque l'eau est bien aérée (gut durchlüftet), l'air qui y est dissous tend constamment à s'en dégager, sous forme de minuscules bulles, en suspension dans le liquide [1]. Si quelques-unes de ces bulles touchent la face dorsale de l'abdomen de la Nèpe, elles y adhèrent, parce que cette région est hydrofuge. Il en résulte que celle-ci fonctionne, à l'égard des bulles d'air, comme un véritable organe de capture. Or, il est probable que, lorsque la Nèpe a ses élytres, les choses ne se passent pas ainsi ; d'autant plus que, dans la nature, cet insecte vit de préférence dans les

1. Ce sont ces bulles qui viennent, parfois, s'appliquer contre les parois du récipient.

eaux stagnantes mal aérées, plutôt que dans les eaux courantes bien aérées.

Je crois donc qu'on peut se représenter ainsi le fonctionnement de la respiration chez la Nèpe. Lorsque la Nèpe veut respirer, elle met l'extrémité de son siphon en relation avec l'atmosphère et, au moyen de mouvements respiratoires abdominaux, elle inspire et elle expire alternativement de l'air neuf en n'utilisant, pour cela, que ses *s*10, placés à la base du siphon.

Quand elle a suffisamment ventilé son système trachéen et remplacé dans celui-ci, par de l'air neuf, l'air vicié qu'il contenait, elle expire sous ses élytres, par l'intermédiaire des *s*2 et des *s*3, une certaine quantité de cet air, qui peut lui servir de réserve.

TROISIÈME PARTIE

BIOLOGIE

Chapitre VI

En faisant les recherches exposées dans les pages qui précèdent, j'ai eu l'occasion d'observer plusieurs faits biologiques que je vais brièvement relater.

On trouve, déjà en automne, dans les oviductes des Nèpes, des œufs tout à fait formés, prêts à être pondus. Cependant, dans la nature, je n'ai pas observé de pontes avant le milieu du mois d'avril.

Les œufs sont ou déposés au rivage, au milieu de la mousse à peine submergée, ou fichés dans l'épaisseur du tissu de roseaux pourris flottants.

L'extrémité céphalique de l'œuf est pourvue d'une rosette, formée par sept, huit ou neuf prolongements divergents.

En captivité, il s'écoule quatre à six semaines entre le moment de la ponte et celui de l'éclosion. Les œufs d'une ponte — faite en une nuit, par exemple, — n'éclosent pas tous à la fois. A partir de la première, on observe une éclosion environ toutes les douze heures. Les éclosions d'une ponte de dix œufs se répartiront donc sur cinq jours.

L'éclosion est assez lente. Elle dure près d'une demi-heure. L'extrémité de l'œuf, où se trouve la couronne de prolongements, s'ouvre, comme le fait un couvercle à charnière, et la jeune Nèpe sort petit à petit avec lenteur, entourée en entier d'une mince pellicule. A un moment donné,

celle-ci se rompt et reste engagée dans la coquille ; la larve, alors, assez rapidement, finit de se dégager. Son corps a une longueur d'environ 4 mm. ; il est presque transparent, faiblement coloré en rose blanc brun clair. Son poids spécifique est supérieur à celui de l'eau. Comme la larve est incapable de nager, elle se met tout de suite à la recherche d'un végétal ou d'un corps quelconque, contre lequel elle puisse grimper pour atteindre la surface de l'eau. Lorsqu'elle y est parvenue, elle s'y suspend par l'extrémité de l'abdomen et elle se met à respirer.

A partir de ce moment, le poids spécifique du corps devient faiblement inférieur à celui de l'eau ; le corps tend à flotter. Au bout de quelques heures, il devient brun et opaque.

Lorsque la larve ne trouve aucun objet qui lui permette d'atteindre la surface, elle se promène, angoissée, pendant deux ou trois jours ; ensuite, elle tombe dans un état de mort apparente, qui peut se prolonger quelques jours, puis elle finit par périr. Or, phénomène bizarre, ces larves, qui n'ont pu atteindre la surface et y respirer, conservent jusqu'à leur mort la teinte rose blanc brun clair qu'elles ont à la naissance. Il semble que la pigmentation des téguments ne puisse se faire que lorsque l'insecte a respiré.

L'état larvaire dure environ sept à huit semaines. Il y a cinq mues. Les quatre premières se font à 8 ou 10 jours d'intervalle. Mais, entre la quatrième et la cinquième, l'intervalle est d'environ 20 jours ; à la cinquième mue, la larve se transforme en imago.

A partir de la quatrième mue, la différence entre les ♀ et les ♂ est appréciable. Les larves qui doivent devenir des ♀ sont notablement plus grosses que celles qui doivent devenir des ♂.

Les pontes de Nèpe que l'on trouve dans la nature ne sont constituées que d'un petit nombre d'œufs. Il est rare que l'on trouve plus de cinq à sept œufs ensemble.

Trois fois, des Nèpes ont pondu chez moi, en captivité, peu de jours après avoir été prises. Ces pontes étaient composées, l'une de 17, l'autre de 18, la troisième de 19 œufs. On peut donc penser qu'une ponte normale est de 18 œufs environ et que ceux-ci sont répartis en deux ou trois groupes.

Si l'on dissèque une Nèpe, quelques jours après qu'elle a pondu, on constate que l'abdomen est encore rempli d'œufs. On doit donc admettre que la Nèpe fait plusieurs pontes, séparées l'une de l'autre par quelques jours d'intervalle.

Les œufs qui ont été pondus vers la fin d'avril éclosent au commen-

cement de juin et les larves se transforment en imago, vers la fin de juillet. Ceux qui résultent des pontes subséquentes éclosent naturellement plus tard et les imagos qui en proviennent n'apparaissent qu'en août ou en septembre. Voilà pourquoi l'on trouve des larves de différentes tailles pendant le cours de l'été et pourquoi l'on en observe encore jusqu'en septembre. La Nèpe fait, pendant le printemps et l'été, plusieurs pontes successives ; mais il n'y a aucune raison de penser qu'il y ait deux générations par année, comme certains auteurs l'admettent.

Avant de passer à un autre sujet, et pendant que nous sommes encore aux œufs, je signalerai que j'en ai trouvé plusieurs qui étaient parasités par un hyménoptère du genre Anteris.

Cet insecte est d'assez grande taille. Son corps atteint une longueur de 2 mm. Je n'ai pas constaté qu'il puisse séjourner au sein de l'eau [1].

Nous devons maintenant étudier l'influence que peut avoir sur le poids du corps la plus ou moins grande quantité d'air que la Nèpe porte avec elle.

Nous avons déjà indiqué, qu'au moment de la naissance, le poids spécifique de la larve est supérieur à celui de l'eau ; mais, à partir du moment où l'insecte a pu atteindre la surface et y inspirer de l'air, le poids spécifique de son corps devient faiblement inférieur à celui de l'eau. Les larves de Nèpe, lorsqu'elles sont en bonne santé, ont toujours la tendance de flotter contre la surface.

Il n'en est pas de même pour les imagos.

Ceux-ci, il est vrai, sont parfois plus légers que l'eau ; ils flottent contre la surface et ils sont obligés de nager pour gagner la profondeur. Mais, le plus souvent, c'est le contraire que l'on observe. Lorsqu'on met la Nèpe à l'eau, elle tombe au fond, comme un corps lourd et elle a beaucoup de peine à regagner la surface en nageant. Souvent, elle n'y parvient que si elle trouve quelque corps contre lequel elle puisse grimper.

Or, ce qui est bizarre, c'est que cette différence dans l'aptitude du corps à flotter ne se modifie pas facilement et elle ne dépend ni de l'âge, ni du sexe, ni de l'époque de l'année, ni de l'état de vacuité ou de réplétion du tube digestif, ni même des individus.

Un sujet peut, pendant quelques jours, être spécifiquement plus léger que l'eau ; il flotte à la surface et il doit nager pour gagner le fond. Puis, sans cause connue, pendant une autre période de quelques jours, il devient

1. Cet Hyménoptère a été étudié et décrit par C. FERRIÈRE. Voir la notice qui suit ce travail.

spécifiquement plus lourd que l'eau ; la Nèpe se traîne au fond et elle a souvent beaucoup de peine à gagner la surface. C'est pour cela qu'il est préférable, lorsqu'on conserve des Nèpes en captivité, de mettre ces insectes dans des bocaux qui ne contiennent que peu d'eau. Car, dans le cas contraire, il est assez fréquent qu'elles se noient.

J'ignore pourquoi se produit ce changement dans l'aptitude du corps à flotter ; mais il me semble difficile de l'expliquer autrement que par une augmentation ou une diminution de la quantité d'air contenue sous les élytres, ou dans les sacs aériens thoraciques. J'ai, en effet, observé des Nèpes dont le corps était spécifiquement plus léger que l'eau, quoiqu'elles fussent privées des ailes, des élytres et de la couche d'air sous-jacente.

Si, chez divers insectes aquatiques, on doit prendre en considération le fait que l'air conservé sous les élytres empêche que les ailes ne se mouillent et que, par conséquent, il facilite l'envol de l'insecte, je crois qu'il n'y a pas lieu de tenir compte de cette circonstance, chez la Nèpe.

J'ai, en effet, été amené à douter fortement que la Nèpe puisse voler, (sauf quelques sujets exceptionnels ?) et, cela pour les raisons suivantes :

1° J'ai indiqué que, sauf chez quelques sujets exceptionnels, les muscles du vol sont atrophiés, chez l'imago.

2° Chez les insectes aquatiques qui volent, (par exemple les Notonectes, les Corises, les Dytiques, etc.), les élytres sont non mouillables, ou, tout au moins (Dytiques), elles sèchent rapidement, lorsque l'insecte sort de l'eau.

Il n'en est pas de même chez la Nèpe. Les élytres de cet insecte sont tout ce qu'il y a de plus mouillables et, lorsque la Nèpe sort de l'eau, elles restent sales et humides pendant longtemps. Le corps s'en trouve alourdi et, en outre, cela doit mouiller les ailes, lorsqu'elles se développent.

3° Les ailes de la Nèpe sont d'une fragilité extrême. A peine peut-on les toucher sans les déchirer.

4° Divers naturalistes racontent avoir vu voler des Corises, des Notonectes, des Ranâtres, des Dytiques, etc. Mais je ne connais personne qui ait vu voler une Nèpe et je n'ai trouvé, dans les auteurs, aucun renseignement certain et personnel à ce sujet.

Je doute donc beaucoup que la Nèpe puisse voler — à l'exception peut-être, des quelques rares sujets signalés, chez lesquels les muscles du vol sont développés.

Si j'admets que la Nèpe ne peut voler, je dois toutefois reconnaître

qu'elle est capable, au moins dans certains cas [1], de soulever ou d'entr'ouvrir faiblement ses élytres et ses ailes. Il n'y a, toutefois, pas de muscles spéciaux pour cela. Lorsqu'on exerce une pression sur la partie antérieure du scutellum, les élytres s'entr'ouvrent et s'écartent un peu du corps. Il est donc probable que la Nèpe obtient cet effet par la contraction des muscles moteurs des hanches médianes D et D', qui s'insèrent à la partie antérieure du scutellum.

En revanche, il existe un muscle dont la fonction unique est de ramener l'élytre en place et de la maintenir fermée ; c'est le petit muscle K (fig. VIII et XI). Il s'insère, d'une part au tégument ventral et, d'autre part, à une petite apophyse à la base de l'élytre.

A mon idée, ce n'est aussi que par un effet indirect que la Nèpe arrive à faire bouger un peu ses ailes.

Il n'y a pas, du moins je ne connais pas, de muscles moteurs des ailes ; mais, lorsque le muscle N (moteur des hanches postérieures) se contracte, le tégument dorsal auquel il s'insère se déprime, surtout lorsqu'il n'est pas maintenu latéralement par les élytres fermées, et c'est cela qui est la cause d'un faible déplacement des ailes.

Il y a encore, chez la Nèpe, un phénomène biologique fort intéressant à observer. Je veux parler de la simulation de la mort, ou, plus exactement, des attitudes cataleptiques que prend assez souvent cet insecte, lorsqu'il est effrayé.

J'ai fait, à ce sujet, un certain nombre d'expériences qui, malheureusement, ne m'ont pas appris grand'chose.

Holmes a fait une bonne étude de ces phénomènes, chez la Ranâtre. Je ne puis que conseiller la lecture de son intéressant travail ; mes observations concordent avec les siennes et ses conclusions me paraissent plausibles.

Vandœuvres, janvier 1916.

Tableau indiquant ce que désignent les lettres et les chiffres de toutes les figures qui concernent la Nèpe

Les muscles sont désignés par une majuscule. Les minuscules italiques se rapportent à tout ce qui concerne le système trachéen et l'indication de ce que ces lettres désignent est donnée dans le chapitre premier. Le reste est indiqué par des chiffres.

Lorsque la lettre ou le chiffre se trouvent ( ), cela indique, non l'organe lui-même, mais son emplacement. Une majuscule ( ) indique l'insertion du muscle, désigné par la lettre.

A Rétracteur de la hanche médiane.

B Grand muscle longitudinal dorsal du thorax ; il devient, chez l'imago, l'organe parenchymateux trachéen *n*

1. Quelquefois, après l'obturation de certains stigmates, lorsque l'insecte est angoissé et essoufflé.

C Muscle latéral postérieur du mésothorax ; chez l'imago, il s'atrophie et se confond avec la paroi du sac aérien *o*.

D et *D'* Premier protracteur de la hanche médiane.

E Rétracteur du prothorax.

F Extenseur de la patte médiane.

G Muscles sternali-dorsaux ; chez l'imago, ils s'atrophient et se confondent avec la paroi du sac aérien *m*.

H Deuxième protracteur de la hanche médiane.

I Muscle transversal du thorax.

K Rétracteur de l'élytre.

L Muscle longitudinal dorsal du métaphragma à la paroi dorsale du premier segment abdominal.

M Muscle métaphragmo-cotyloïdien.

N Rétracteur de la hanche postérieure.

O Premier protracteur de la hanche postérieure.

P Extenseur de la patte postérieure.

Q et *Q'* Petits muscles longitudinaux dorsaux tégumentaires du méso et du métathorax ; ils disparaissent chez l'imago.

R Muscles longitudinaux ventraux de l'abdomen. (R' du 2[e] segment ; R, des autres segments.)

S Muscles dorso-ventraux externes de l'abdomen. (S', du 2[e] segment. S, des autres segments.)

T Muscles dorso-ventraux internes de l'abdomen. (T', du 2[e] segment. T, des autres segments.)

U Muscle métaphragmo-métasternal.

V Extenseur du prothorax.

W Rétracteur du prothorax.

X Ce muscle s'insère, d'une part, à la même apophyse que le muscle M et, d'autre part, à la paroi ventrale du premier segment abdominal qui constitue la cavité cotyloïde. Il peut être homologué au muscle longitudinal ventral du premier segment abdominal.

Y Deuxième protracteur de la hanche postérieure.

Z Muscles longitudinaux dorsaux tégumentaires de l'abdomen, à partir du troisième segment (le deuxième n'en a point).

Pr Prothorax.

Ms Mésothorax.

Mt Métathorax.

*s*1 Stigmate pro-mésothoracique.

*s*2 Stigmate métathoracique.

*s*3 Premier stigmate abdominal (métathoracique de beaucoup d'auteurs).

*s*4-*s*10 Deuxième à huitième stigmates abdominaux.

1, 2, etc. 1[er], 2[e] etc. segments abdominaux.

10. Scutellum.

11. Rebord postérieur du prothorax.

12 Extrémité postérieure du scutellum.

13 Métaphragma.

14 Paroi de la cavité cotyloïde de la hanche médiane.

15 Paroi de la cavité cotyloïde de la hanche postérieure

16 Organe énigmatique voisin du *s*2.

17 Organe énigmatique voisin du *s*3.

18 Cavité cotyloïde de la hanche médiane.

19 Hanche postérieure.

20 Gouttière latérale du métathorax.

21 Fourreau de l'élytre.

22 Plaque coxale.

23 Fourreau de l'aile.

24 Elytre.

25 Aile.

26 Vaisseau dorsal.

27 Intestin.

28 Suture du premier (soudé avec le second) segment abdominal avec le métathorax, à la face ventrale.

29 Suture du méso et du métathorax, à la face ventrale.

30 Gouttière ciliée de l'abdomen de la larve.

31 Mésophragma.

32 Ligament métaphragmo-cotyloïdien.

33 Endroit où se joignent le méso et le métaphragma.
34 Espace rétro-prothoracique.

Tableau indiquant ce que désignent les lettres et les chiffres des figures XVII et XVIII

A Musculus furco-dorsalis metathoracis internus
B Musculus furco-dorsalis métathoracis lateralis.
C Musculus coxo-lateralis metathoracis.
D, *D'* Musculus conjungens coxo-abdominis.
E Musculus furco-coxalis metathoracis lateralis.
F Musculus furco-coxalis metathoracis medianus.
H Musculus extensor trochanteris.
I Musculus depressor alae posterior.
R Musculus coxo-dorsalis metathoracis.
n, *p* trachées.
*s*3 Premier stigmate abdominal.
1 Metaphragma ou Tritophragma.
2 Tergum.
3 Paroi postérieure de la cavité cotyloïde des hanches postérieures.
4 Hanches ou Coxa des membres postérieurs.
5 Apophyse métasternale, avec ses deux cornes latérales.
6 Cupules postérieures du métaphragma.
7 Emplacement de l'œsophage.
8 Petit cupule de l'aile ; insertion de I.
9 Moignon de l'aile.

BIBLIOGRAPHIE

1912. Baunacke. Statische Sinnes-Organe bei den Nepiden. (*Zoologischen Jahrbüchern*, *Anatomie*, Bd. 34.).

1908. Brocher. Recherches sur la Respiration des Insectes aquatiques. La Nèpe et l'Hydrophile. (*Bull. Soc. Zoologique de Genève*, Tome I.).

1912 — L'Hydrophile. Etude anatomique et physiologique du système respiratoire. (*Annales de Biologie lacustre.* Bruxelles. Tome V.).

1914. — Les Dyticidés (second article), avec une notice sur les mouvements respiratoires de l'Hydrophile. (*Annales de Biologie lacustre.* Bruxelles. Tome VII.).

1908. Dogs. Metamorphose der Respirations organe bei *Nepa Cinerea.* (*Mitteilungen des naturw. Vereins für Neuvorpommern und Rügen*, 40 Jahrgang.).

1833. Dufour. Recherches anatomiques et physiologiques sur les Hémiptères. (*Mémoires des savants étrangers à l'Académie des Sciences.* Vol. 4, Paris.).

1914. Ferrière. Les organes trachéo-parenchymateux de quelques Hémiptères aquatiques. (*Revue suisse de Zoologie.* Genève, Vol. 22.).

1906. Holmes. Death-feigning in Ranatra. (*Journal of comparative Neurology a Psychology.*).

1910. Pérez. Recherches histologiques sur la métamorphose des Muscidés. (*Arch de Zool. expér.*, Paris, 5e série, Tome IV.).

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
Tome 55, p. 515 à 527, pl. X.
1er Octobre 1916

BIOSPEOLOGICA

XXXVII[1]

IXODIDEI

(ACARIENS)

PREMIÈRE SÉRIE

PAR

L. G. NEUMANN

De Toulouse

SOMMAIRE :

AVANT-PROPOS

La collection d'Ixodidés comprend 43 lots, provenant d'autant de grottes différentes. Ce nombre relativement élevé ne représente pas une véritable richesse, car la plupart des lots sont formés par un seul individu et le total se réduit à deux espèces, dont une seule, *Ixodes* (*Eschatocephalus*) *vespertilionis* est réellement cavernicole. Cette pauvreté spécifique n'a rien qui doive surprendre, puisque les Ixodidés sont essentiellement parasites et que les Chauves-Souris sont les seuls hôtes que les grottes puissent leur offrir. Encore, ce parasitisme doit-il être très inter-

1. Voir pour BIOSPEOLOGICA I à XXXV, ces ARCHIVES tomes VI, VII, VIII et IX, de la 4e série, tomes, I, II, IV, V, VI, VII, VIII, IX et X, de la 5e série et tomes 52, 53, 54 et 55.

mittent ou passager, car la plupart des adultes recueillis ont été pris à l'état libre. Je reviendrai plus loin sur ce sujet et je donne immédiatement l'état des récoltes.

Sous-famille **Ixodinae** Berlese, 1885

Genre **IXODES** Latreille, 1795[1]

Ixodes (Eschatocephalus) vespertilionis C. L. Koch.

In Deutschlands Crustaceen, Myriapoden und Arachniden. Ein Beitrag zur deutschen Fauna, 1844. Heft 37, fig. 9 (♀)

Département de Constantine (*Algérie*). — Rhar-el-Djemaa, commune d'Aïn-Amara (24.X. 1906), n° 183.

Un mâle.

Gibraltar (*Espagne*). — Cueva de San Miguel (6.IV. 1912), n° 507.

Un mâle (très mutilé).

Province de Huesca (*Espagne*). — Cueva de los Moros, commune de Fanlo, partido de Boltaña (19.VII. 1905), n° 43.

Un mâle.

Forau de la Drolica, commune de Sarsa de Surta, partido de Boltaña (26.VI. 1911), n° 458.

Un mâle.

Province de Malaga (*Espagne*). — Cueva del Cerro de la Pileta, commune de Benaoján, partido de Ronda (15. IV. 1912), n° 508.

Une nymphe.

Province de Santander (*Espagne*). — Cueva de Hornos de la Peña, commune de San Felice de Buelna, partido de Torrelavega (20.IV. 1909), n° 268.

Un mâle et une femelle à jeun.

Province de Soria (*Espagne*). — Cueva de San Cristobal, commune de San Leonardo, partido de Burgo de Osma (19.VI. 1912), n° 517.

Quatre mâles.

Département des Hautes-Alpes (*France*). — Grotte du Pont-la-Dame, commune et canton d'Aspres-sur-Büech (28.III. 1911), n° 419 (*grotte inférieure*).

1. Pour la bibliographie, voir : L.-G. NEUMANN, Révision de la famille des Ixodidés, 3e mémoire. (*Mém. de la Soc. zoologique de France*, XII, 1899, p. 169) ; Ixodidae (*Das Tierreich*, 26. Lief. 1911, p. 30). — G. H. F. NUTTALL, C. WARBURTON, W. E. COOPER et L. E. ROBINSON, *Ticks. A Monograph of the Ixodoidea*, part II, 1991, p. 271; Bibliography, 1911, passim.

Une femelle recueillie sur *Rhinolophus ferrum-equinum* SCHREBER.

N° 420 (*grotte supérieure*).

Deux femelles, dont une trouvée libre, l'autre sur *Rhinolophus ferrum-equinum* SCHREBER.

Département des Alpes-Maritimes (*France*). — Le Perthus del Drac, commune de Lucéram, canton de l'Escarène (11.IV. 1911), n° 433.

Une nymphe recueillie sur *Rhinolophus ferrum-equinum* SCHREBER.

Département de l'Ardèche (*France*). — Grotte de Peyroche, commune d'Auriolles, canton de Joyeuse (29.V. 1912), n° 572.

Un mâle.

Département de l'Ariège (*France*). — Tuto de Illou, commune de Balaguères, canton de Castillon (22.IX. 1909), n° 305.

Une femelle.

Grotte du Mas-d'Azil, commune et canton du Mas-d'Azil (12.IX. 1912), n° 551.

Un mâle.

Grotte de Tourtouse, commune de Tourtouse, canton de Sainte-Croix (9.VIII. 1907), n° 209.

Un mâle.

Ruisseau souterrain d'Aulot, commune et canton de Saint-Girons (14.IX. 1909), n° 293.

Un mâle.

Grotte de l'Echartou, commune de Cazavet, canton de Saint-Lizier (13.IX. 1912), n° 553.

Un mâle.

Grotte du Tuc d'Audoubert, commune de Montesquieu-Avantès, canton de Saint-Lizier (20.VII. 1913), n° 624.

Deux mâles.

Département de l'Aude (*France*). — Grotte du Saut, commune de Fourtou, canton de Couiza (20.X. 1912), n° 586.

Une larve, recueillie sur *Rhinolophus ferrum-equinum* SCHREBER.

Département de la Drôme (*France*). — Grotte de Mollans, commune de Mollans, canton de Buis-les-Baronnies (5.IV. 1911), n° 431.

Quatre nymphes et deux larves, recueillies sur *Rhinolophus ferrum-equinum* SCHREBER.

Grotte de Plan-de-Baix, commune de Plan-de-Baix, canton de Crest-Nord (21.X. 1912), n° 588.

Une femelle repue.

Département du Gard (*France*). — Grotte de Seynes, commune de Seynes, canton de Vézenobres (15.VIII. 1911), nº 504.

Deux mâles.

Département de la Haute-Garonne (*France*). — Grotte de Pène-Blanque, commune d'Arbas, canton d'Aspet (27.VII. 1908), nº 231.

Un mâle.

Grotte de l'Espugne, commune de Saleich, canton de Salies-de-Salat (13.VIII. 1906), nº 153.

Une femelle.

Grotte du Mont-de-Chac, commune de Saleich, canton de Salies-de-Salat (13.VIII. 1906), nº 152.

Deux mâles.

(15.IX. 1912), nº 556.

Trois larves, prises sur *Rhinolophus hipposideros* BECHSTEIN.

Département de l'Isère (*France*). — Grotte du Pré-Martin, commune et canton de Pont-en-Royans (14.V. 1912), nº 568.

Un mâle.

Département du Lot (*France*). — Grotte du Chalat, commune de Marcilhac, canton de Cajarc (7.I. 1913), nº 614.

Une nymphe, recueillie sur *Rhinolophus ferrum-equinum* SCHREBER.

Département des Basses-Pyrénées (*France*). — Grotte de Rébénacq, canton d'Arudy (8.VIII. 1913), nº 638.

Un mâle.

Grotte d'Iriberry, commune de Bustince-Iriberry, canton de Saint-Jean-Pied-de-Port (11.VIII. 1913), nº 643.

Un mâle.

Compagnaga lecia, commune de Camou-Cihigue, canton de Tardets-Sorholus (10.VIII. 1913), nº 641.

Un mâle.

Département des Hautes-Pyrénées (*France*). — Grotte d'Ilhet, commune d'Ilhet, canton d'Arreau (4.VIII. 1905), nº 23.

Un mâle.

Grotte de Gerde, commune et canton de Bagnères-de-Bigorre (15.VII 1910), nº 367.

Une femelle.

Grotte de Bas-Nistos, commune de Haut-et-Bas-Nistos, canton de Saint-Laurent-de-Neste (19.IX. 1912), nº 565.

Un mâle.

Département des Pyrénées-Orientales (*France*). — Cova Bastera, commune de Villefranche-de-Conflent, canton de Prades (18.IV. 1906), nº 146.

Un mâle.

Département du Tarn (*France*). — Cuzoul d'Armand, commune de Penne-du Tarn, canton de Vaour (30.XII, 1912), nº 600.

Une larve, parasite sur *Rhinolophus hipposideros* Bechstein.

Grotte de Cabéou, commune de Penne-du-Tarn, canton de Vaour (31.XII. 1912), nº 603.

Une nymphe recueillie sur *Myotis myotis* Borkhausen.

Grotte de la Madeleine, commune de Penne-du-Tarn, canton de Vaour (1.I. 1913), nº 604.

Une larve recueillie sur *Rhinolophus ferrum-equinum* Schreber.

Département de l'Yonne (*France*). — Grotte des Fées, commune d'Arcy-sur-Cure, canton de Vermenton (16.IX. 1907), nº 194.

Un mâle.

Il me paraît utile de compléter ces données par l'indication des autres stations dans lesquelles *Ixodes* (*E.*) *vespertilionis* a déjà été rencontré.

Département d'Oran (*Algérie*). — Grotte des Beni Add, commune d'Aïn-Fezza, canton de Tlemcen. — Un mâle, recueilli par E. Simon (cité par G. Neumann, 1899).

Allemagne. — Les femelles (types) d'*Ixodes vespertilionis* et d'*I. flavipes* décrites et figurées par C. L. Koch (1844) provenaient de *Rhinolophus ferrum-equinum* Schreber.

Les deux mâles décrits par L. Koch, sous les noms d'*Eschatocephalus Frauenfeldi* et *E. Seidlitzi* (1872), avaient été trouvés, l'un dans la grotte de Rosenmüller (près de Muggendorf), et l'autre dans celle d'Almas (Jura franconien).

Alsace-Lorraine. — Bitche. — Une nymphe et huit larves, recueillies sur des Chauves-Souris, par l'abbé Kieffer (cité par G. Neumann, 1899).

Australie. — Une nymphe recueillie sur *Vesperugo tricolor*, à Kingwilliamstown (Australie du Sud) et provenant des collections N. C. Rothschild, est rapportée à *Ixodes* (*E.*) *vespertilionis* par Nuttall et Warburton (*Ticks*, part II, 1911, p. 277).

Province de Carniole (*Autriche*). — G. Joseph (1882) dit que l'espèce se rencontre dans presque toutes les grottes où hiverne *Rhinolophus*

ferrum-equinum Schreber, mais toujours en individus isolés, sur les stalactites (« *doch stets einzeln an Stalaktiten* »), et il ajoute : « *häufiger an der genannten Fledermausart* ». Il cite les grottes de Skednenza, dans le Mokrisberg, de Gurk, d'Adelsberg, la Cerna jama, les grottes de Nussdorf, près d'Adelsberg, d'Ober-Schischka, près de Laibach, la Volcja jama sur le Nanosberg, la grotte Koschanski grisà, à Kaal, près de S. Peter am Karst, le Jagd loch (ou Goba dol), près de Gottschee. Il ressort des textes que tous les spécimens recueillis sont des mâles.

C'est aussi le cas pour les deux que Khevenhüller et v. Osten-Sacken avaient trouvés dans la grotte d'Adelsberg, déjà mentionnée (Frauenfeld, 1853).

Une femelle de la collection E. Simon, recueillie par Joseph dans une grotte de Carniole (cité par G. Neumann, 1899).

Province de Dalmatie (*Autriche*). — Kolenati (1860) dit que ses nombreuses « espèces » (?), qui paraissent représenter la plupart des différents états d'*I.* (*E.*) *vespertilionis*, se trouvent sur les parties charnues des flancs de *Rhinolophus hippocrepis*, *Rh. ferrum-equinum*, *Rh. euryale*, *Rh. blasius* et *Rh. clivosus* ou dans les grottes de Moravie, que ces Chauves-Souris fréquentent.

Territoire de Trieste (*Autriche*). — Grottes du Karst (sans précision).

Deux nymphes et six larves, recueillies par Poppe sur *Rhinolophus ferrum-equinum* et *Rh. euryale* (cité par G. Neumann, 1899).

Iles Britanniques. — Grotte de Cefn (Nord du pays de Galles).

Une femelle à jeun et deux nymphes en réplétion incomplète, prises sur *Rhinolophus ferrum-equinum*, envoyées par le professeur Newstead (de Liverpool), à E. G. Wheler (1896).

Grotte d'Eden Vale, comté de Clare (Irlande). — Une femelle, du Muséum d'histoire naturelle de Dublin, déterminée par G. Nuttall (1911).

Province de Navarra (*Espagne*). — Cueva de Alsasua.

Un mâle, recueilli par E. Simon (cité par G. Neumann, 1899.)

Province de Viscaya (*Espagne*). — Cueva de Orduña, commune de Orduña.

Un mâle, recueilli par E. Simon (cité par G. Neumann, 1899.)

Hongrie. — Grotte d'Agtelek. — Neuf mâles, trouvés par Em. v. Frivaldszky, (cité par Frauenfeld 1854).

Département des Hautes-Alpes (*France*). — Grotte de Serres, commune et canton de Serres.

Un mâle, recueilli par Lombard (collection E. Simon), (cité par G. NEUMANN, 1899).

Département de l'Ariège (*France*). — Grottes diverses.

Trois mâles, recueillis par Abeille (collection E. Simon), (cité par G. NEUMANN, 1899).

Département de l'Aude (*France*). — Grotte de l'Espezel, commune d'Espezel, canton de Belcaire.

Un mâle, récolté par E. Simon (cité par G. NEUMANN, 1899).

Grotte de Puivert, canton de Chalabre.

Une femelle, recueillie par E. Simon (cité par G. NEUMANN, 1899).

Grotte d'Aspradels (Pyrénées).

Deux mâles, de la collection E. Simon (cité par G. NEUMANN 1899).

Département des Bouches-du-Rhône (*France*). — Grotte des Baux, commune des Baux, canton de Saint-Rémy.

Un mâle, recueilli par Abeille (collection E. Simon), (cité par G. NEUMANN, 1899).

Département de l'Hérault (*France*). — Grotte de Bize.

Une femelle, recueillie par E. Simon (cité par G. NEUMANN, 1899).

Grotte de Minerve, commune de Cesseras, canton d'Olonzac.

Une femelle, recueillie par E. Simon (cité par G. NEUMANN, 1899).

Département de l'Oise (*France*). — Carrière des environs de Beauvais, commune et canton de Beauvais.

Deux mâles, recueillis par Ch. Janet (cité par G. NEUMANN, 1899).

Département des Pyrénées-Orientales (*France*). — Grotte de Pouade (?), commune de Banyuls-sur-Mer, canton d'Argelès-sur-Mer.

Une femelle prise par E. Brumpt sur *Rhinolophus ferrum-equinum*, communiquée par E. Trouessart ; une nymphe et deux larves, sur la même espèce de Chauve-Souris, communiquées par E. Trouessart (cité par G. NEUMANN, 1899).

Département de la Seine (*France*). — Vincennes, commune et canton de Vincennes.

Une femelle, prise sur *Rhinolophus ferrum-equinum* (15.X. 1878), étiquetée par P. Mégnin « *Ixodes aculeifer* », identifiée par G. Nuttall (cité par NUTTALL et WARBURTON, 1911).

Département de la Seine-Inférieure (*France*). — Grottes de la Briqueterie, Cuvette, de Dieppedalle, de la Londe. — Collection Gadeau de Kerville (II à V, 1883), montée en préparations et étiquetée « *Ixodes longipes* » par P. Mégnin, acquise par R. Blanchard, déterminée par G. Nuttall:

plusieurs femelles et nymphes sur *Plecotus auritus* (grotte de la Briqueterie) ; plusieurs nymphes et larves sur *Rhinolophus ferrum-equinum*, *Rh. hipposideros*, *Vesperugo pipistrella* (grottes Cuvette, de Dieppedalle) de la Lorde, Rouen). (Cité par NUTTALL et WARBURTON, 1911).

Département du Tarn (*France*). — Grotte de Penne, commune de Penne-du-Tarn, canton de Vaour.

Un mâle, recueilli par E. Simon (cité par G. NEUMANN, 1894).

Italie. — G. CANESTRINI a étudié quelques femelles recueillies en diverses localités sur *Rhinolophus ferrum-equinum* (1890).

A. BERLESE ne décrit que la femelle et il l'attribue à diverses Chauves-Souris, principalement à *Rh. ferrum-equinum* (1892).



Je crois complet ce dénombrement géographique de toutes les récoltes dont *Ixodes* (*E.*) *vespertilionis* a été l'objet. Il me paraît permettre, dès maintenant, certaines inductions sur la biologie de l'espèce.

J'ai relevé quelques détails, non signalés encore, dans la morphologie du mâle. Un éclairage convenable montre, à la partie antérieure de l'écusson dorsal, une surface à peine saillante et qui correspond à la place qu'occuperait chez la femelle, l'écusson dorsal même. Sa région antérieure est large, sa région postérieure est étroite. Le tout est mal circonscrit, si ce n'est qu'il sert de limite antérieure aux lignes longitudinales de ponctuations, qui s'étendent en arrière, sur l'écusson.

Les mâles sont en divers états de réplétion. Tandis que tous ont la face dorsale excavée dans son ensemble et relevée en cuvette sur ses bords, la face ventrale peut être concave, plane ou convexe. Dans le dernier cas, où la distension du ventre est extrême, le pli transversal qui limite en arrière l'écusson génito-anal s'efface complètement, alors qu'il est profond quand la face ventrale est plane, et surtout concave. Cette modification ne se voit pas dans les autres espèces d'*Ixodes*. Dans *I. vespertilionis*, ce pli ne mérite pas le nom de « sillon »; car il n'a pas la constance de ceux qui vont du bord génital ou du pourtour antérieur de l'anus au bord postérieur du corps.

En tenant compte de toutes les récoltes, on reconnaît que les mâles sont en proportion bien plus grande que les femelles, les nymphes ou les larves. Les collections diverses comprennent un total de 60 mâles, pour environ 25 femelles, 20 nymphes et 25 larves. La disproportion dans les lots est encore plus frappante, car les mâles étaient généralement soli-

taires, tandis que les femelles étaient souvent jointes à des nymphes et à des larves, et que les individus de ces derniers états étaient rarement isolés.

Jamais un mâle n'a été trouvé en état de parasitisme, jamais sur une Chauve-Souris, mais toujours sur les parois des grottes. On peut en tirer cette conclusion (provisoire) que, dans cette espèce, le parasitisme est exclusivement propre aux larves, nymphes et femelles, que les mâles vivent des réserves qui ont été accumulées pendant leur vie nymphale et distendent souvent encore l'abdomen, et que leur état adulte est consacré tout entier à leur rôle de reproducteurs. Cette abstinence explique l'atrophie de leur hypostome, réduit à une lame mince, mousse, nue, à peine et finement serretée sur les bords près du sommet ; tandis que, chez les larves, les nymphes et surtout les femelles, cet organe est grand, épais, terminé en une pointe aiguë et armé, à sa face ventrale et sur chaque moitié, de quatre files longitudinales de fortes dents ou épines. Il est probable que la forme des palpes, renflés en massue chez le mâle, est aussi en rapport avec le mode de fécondation, car ces appendices ne sont plus protecteurs des parties actives du rostre et n'ont plus à s'appliquer sur la peau d'un hôte pendant la succion.

Les femelles recueillies se présentent sous différents états. Les unes sont à jeun, plates, à rostre étendu dans le sens de l'axe du corps, à palpes rapprochés ; elles ont été certainement trouvées libres dans les grottes. Des femelles à jeun, semblables à celles-ci, ont été recueillies sur des Chauves-Souris, bien qu'il n'y en ait pas de témoignage écrit ; mais leurs palpes sont étalés, rabattus, dans leur attitude au cours de la succion ; d'ailleurs, quelques poils de Chauves-Souris sont accrochés à leurs pattes et l'on voit parfois, autour du faisceau formé par l'hypostome et les chélicères, un anneau d'épiderme qui y est resté attaché au moment où le parasite a été saisi sur son hôte. Certaines femelles sont gonflées, repues ; les unes ont été prises en cet état sur un Chéiroptère, comme l'indiquent leurs palpes étendus en travers ; d'autres, prises libres, avaient terminé leur parasitisme et ramené leurs palpes au contact de l'hypostome ; dans un cas, la vulve, largement ouverte, indiquait un état préparatoire de la ponte et le rostre était infléchi vers la face ventrale. La rencontre relativement rare des femelles permet de supposer qu'elles sont en proportion moindre que les mâles, ou qu'elles sont cachées dans les interstices des parois des grottes. C'est presque sûrement le cas pour les individus repus et prêts à pondre, qui suivraient en cela la pratique des autres

femelles d'Ixodidés. La capture plus fréquente des mâles pourrait s'expliquer en partie par l'instinct sexuel qui les porte à vagabonder, pour découvrir les femelles.

Une nymphe (n° 508) a été prise à l'état libre, car ses palpes étaient rapprochés et le tube ne contenait pas de poils de Chauves-Souris; comme elle était complètement repue, elle avait dû quitter son hôte depuis peu de temps pour effectuer à terre ou sur roche sa transformation en adulte. Mais toutes les autres nymphes et toutes les larves ont été prises sur des Chauves-Souris, ce dont témoignent, non seulement les étiquettes, mais aussi les poils qui les accompagnent, l'attitude des palpes qui sont très écartés et la mutilation fréquente du rostre. Les larves, qui éclosent sur le sol ou les parois des grottes, ont certainement d'abord une phase de vie libre ; mais leurs petites dimensions leur permettent d'échapper aux recherches. Quant aux nymphes, elles vivent presque exclusivement en parasites. En raison de la rencontre rare des larves, des nymphes et des femelles, on peut supposer que la phase de parasitisme est courte et que chaque individu se gorge rapidement du sang qui est nécessaire à sa métamorphose ou à l'élaboration des œufs.

Ixodes vespertilionis se place hors série dans le genre, par la forme si spéciale des palpes chez le mâle et, secondairement, par la longueur remarquable des pattes. J'en avais été assez frappé pour faire (1901), de cette espèce, le type d'un genre : *Eschatocephalus* Frauenfeld. Plus tard (1904), reconnaissant que la femelle a tous les caractères des *Ixodes* et que les particularités qui la distinguent, bien qu'importantes, n'ont qu'une valeur spécifique, j'ai descendu *Eschatocephalus* au rang de sous-genre. W. Dönitz (1910) a critiqué (tardivement) l'importance que j'avais paru donner à la longueur des pattes dans *Eschatocephalus* et dénié aussi à ce rameau la valeur d'un genre. Nuttall et Warburton (1911), pour les mêmes motifs, se refusent également à admettre le « sous-genre » *Eschatocephalus*. La question, de vrai, a peu d'importance, et je ne m'y arrête que pour préciser l'utilité que les sous-genres ont à mes yeux.

On convient généralement que nos classifications ne peuvent être absolument naturelles, que, par conséquent, elles sont plus ou moins provisoires et qu'elles représentent, en somme, un instrument d'étude, destiné à nous guider dans les déterminations, dans les rapprochements. Cela tient à l'insuffisance de nos connaissances touchant la parenté réelle des formes. Les genres doivent réunir les espèces qui nous paraissent affines

et, pour répondre à leur utilité idéale, ne devraient comprendre un nombre ni trop grand, ni trop restreint d'espèces. Nous ne sommes pas absolument maîtres de leurs limites : il est des genres très étendus, parce que les coupures y seraient trop arbitraires ; il en est de très étroits, parce que leurs espèces s'éloignent trop de celles des genres voisins. Les « nouveaux » genres devraient être établis sur un patron tel qu'un nombre convenable d'espèces puissent y entrer, et il en est trop qui comprennent tant de caractères et de mesures que bien peu de formes peuvent s'en accommoder, que leur porte reste fermée à presque tous les appels et qu'ils sont même parfois unispécifiques ou paucispécifiques. De ceux-ci l'utilité et, par suite, la légitimité peuvent être mises en question. La plupart d'entre eux eussent pu être qualifiés de « sous-genres » et l'on se serait ainsi réservé la faculté de les promouvoir au grade de genre, lorsque les unités spécifiques seraient devenues surabondantes. Pour les mêmes raisons, bien des sous-familles et des familles pourraient rétrograder sans inconvénient. Les sous-genres ont l'avantage d'insister à la fois sur les affinités et sur les différences. Comme genres, ils perdraient cet avantage dans la liste de ceux de la même famille ; en leur absence dans le genre, les espèces sous-génériques se confondent dans la longue série des autres. Enfin un avantage des sous-genres, c'est encore de ne pas s'imposer, d'être d'un usage facultatif et subordonné aux besoins de l'exposition. Le sous-genre *Eschatocephalus*, par exemple, réduit à un petit nombre d'espèces, en fait, pour ainsi dire, un groupe hors rang, dans le genre *Ixodes*.

W. Dönitz faisait remarquer que la grande longueur et la gracilité des pattes des *Eschatocephalus* n'ont rien de particulier, puisqu'ils vivent sur des Chauves-Souris cavernicoles et que tous les Arthropodes cavernicoles présentent les mêmes caractères. Il faut cependant insister sur le fait que, selon toute probabilité, sinon de toute évidence, les *Eschatocephalus* sont des descendants d'autres *Ixodes*, qui se sont adaptés à la vie souterraine. Or, les *Ixodes* sont, avec les *Hæmaphysalis* et les *Aponomma*, les seules formes génériques d'Ixodinés qui soient dépourvues d'yeux. Les *Eschatocephalus* dérivent donc de formes aveugles et on ne s'explique pas, dès lors, comment la vie dans un milieu obscur, leur a fait acquérir des caractères qui, chez les autres Arthropodes cavernicoles, paraissent une adaptation compensatrice de la cécité. Et l'on peut se demander si les Ixodinés, et surtout les *Ixodes* et les *Hæmaphysalis*, qui se montrent dépourvus d'yeux, se comportent réellement comme des aveugles en présence de la lumière. S'ils étaient de quelque façon impressionnés par elle et

si leur conduite en dépendait, on comprendrait mieux pourquoi les *Eschatocephalus* ont acquis leurs grandes pattes caractéristiques et les longs poils qui revêtent celles-ci ainsi que les palpes. Il ne serait pas impossible d'instituer avec une espèce photophile, telle qu'*Ixodes ricinus* (et avec un hôte convenable), une assez longue série d'expériences pour éprouver le mode d'adaptation de l'Ixode à l'obscurité.

Ixodes hexagonus Leach.

in Trans. of the Linnean Society of London. XI, 1815, p. 397.

Département de l'Ariège (*France*). — Grotte de Fontanet, commune d'Ornolac, canton de Tarascon-sur-Ariège (4.I. 1911), n° 417.

Une femelle.

Département de l'Hérault (*France*). — Grotte de la Cave de Labeil, commune de Lauroux, canton de Lodève (20.IV. 1909), n° 259.

Un mâle.

Grotte de la Fontaine froide, commune de la Caunette, canton d'Olonzac (IV.1912 à II.1913), n° 545.

Une femelle.

Département du Lot (*France*). — Cuzoul de Brasconie, commune de Blars, canton de Lauzès (6.I. 1913), n° 613.

Une femelle.

Les quatre spécimens recueillis sont bien développés, mais à jeun. Ils devaient se trouver vers l'entrée des grottes, car l'espèce n'est pas cavernicole, n'a jamais été rencontrée sur des Chauves-Souris, et elle parasite, à ses états de larve, de nymphe ou d'adulte, des Mammifères très variés : Hérisson, Putois, Furet, Hermine, Fouine, Chien, Renard, Bœuf, Mouton, Homme, etc. *Ixodes hexagonus* a dû être introduit dans les grottes par un des petits Mammifères qui le transportent si souvent.

Liste des numéros de matériel avec énumération des espèces récoltées.

23. — *Ixodes* (*Eschatocephalus*) *vespertilionis* C. L. Koch.
43. — —
146. — —
152. — —
153. — —
183. — —
194. — —
209. — —
231. — —
259. — *Ixodes hexagonus* Leach.
268. — *Ixodes* (*Eschatocephalus*) *vespertilionis* C. L. Koch.
293. — —
305. — —
367. — —
417. — *Ixodes hexagonus* Leach.
419. *A*. — *Ixodes* (*Eschatocephalus*) *vespertilionis* C. L. Koch.
420. — —
420. *A*. — —
431. *A*. — —
433. *B*. — —
458. — —
504. — —
507. — *Ixodes* (*Eschatocephalus*) *vespertilionis* C. L. Koch.
508. — —
517. — —
545. — *Ixodes hexagonus* Leach.
551. — *Ixodes* (*Eschotocephalus*) *vespertilionis* C. L. Koch.
553. — —
556. — —
565. — —
568. — —
572. — —
586. *B*. — —
588. — —
600. — —
603. — —
604. *A*. — —
613. — *Ixodes hexagonus* Leach.
614. — *Ixodes* (*Eschotocephalus*) *vespertilionis* C. L. Koch.
624. — —
638. — —
641. — —
643. — —

Index alphabétique des espèces avec leur numéro de matériel.

EXPLICATION DE LA PLANCHE X

Fig. 1. *Ixodes* (*Eschatocephalus*) *vespertilionis* C. L. Koch. ♂, face dorsale.
Fig. 2. Le même, face ventrale.
Fig. 3. *Ixodes* (*Eschatocephalus*) *vespertilionis* C. L. Koch. ♀, face dorsale.
Fig. 4. La même, face ventrale.

1

3

6

7

4

8

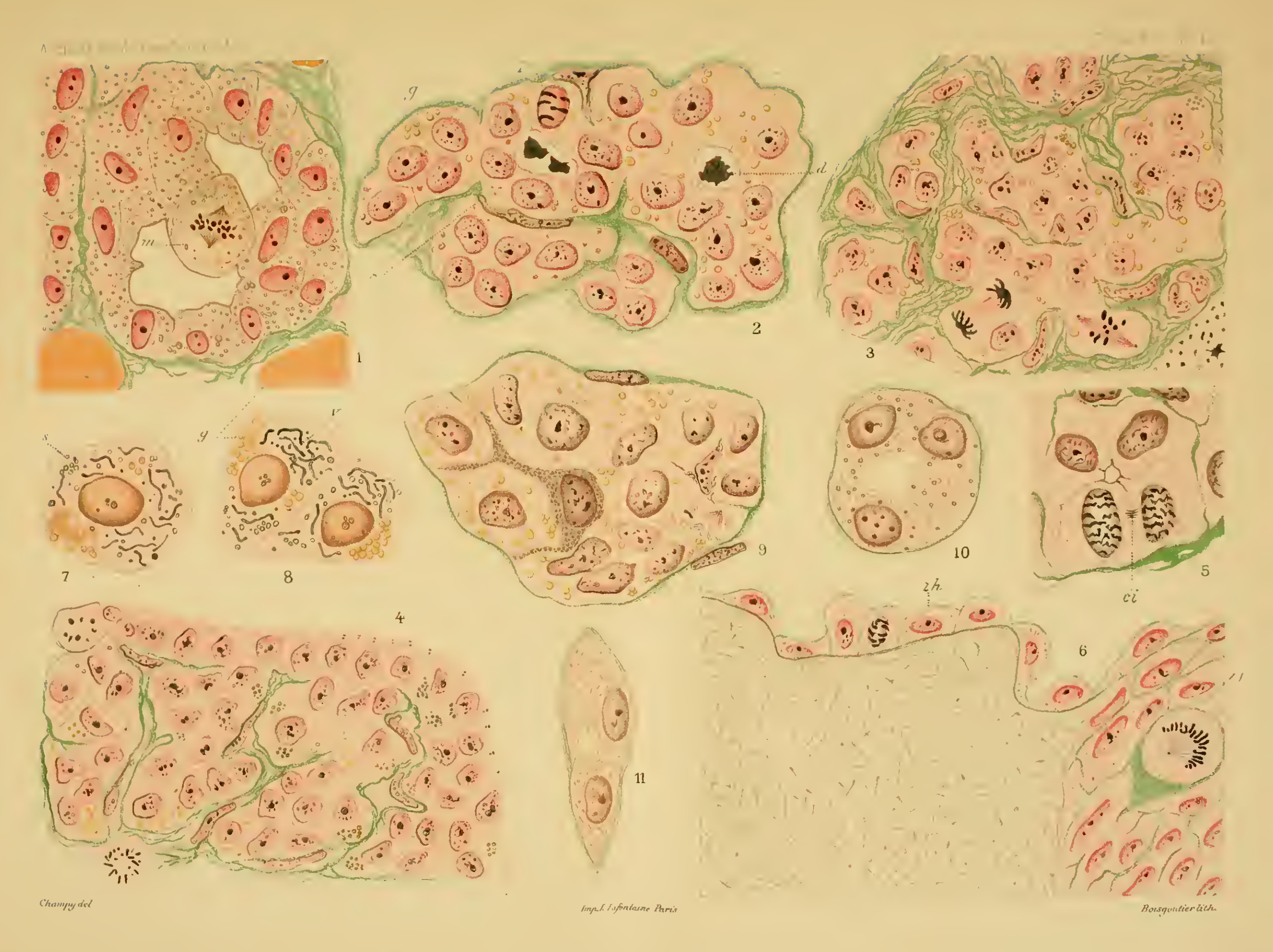
2

5

Cavallero del. la Baume sc.

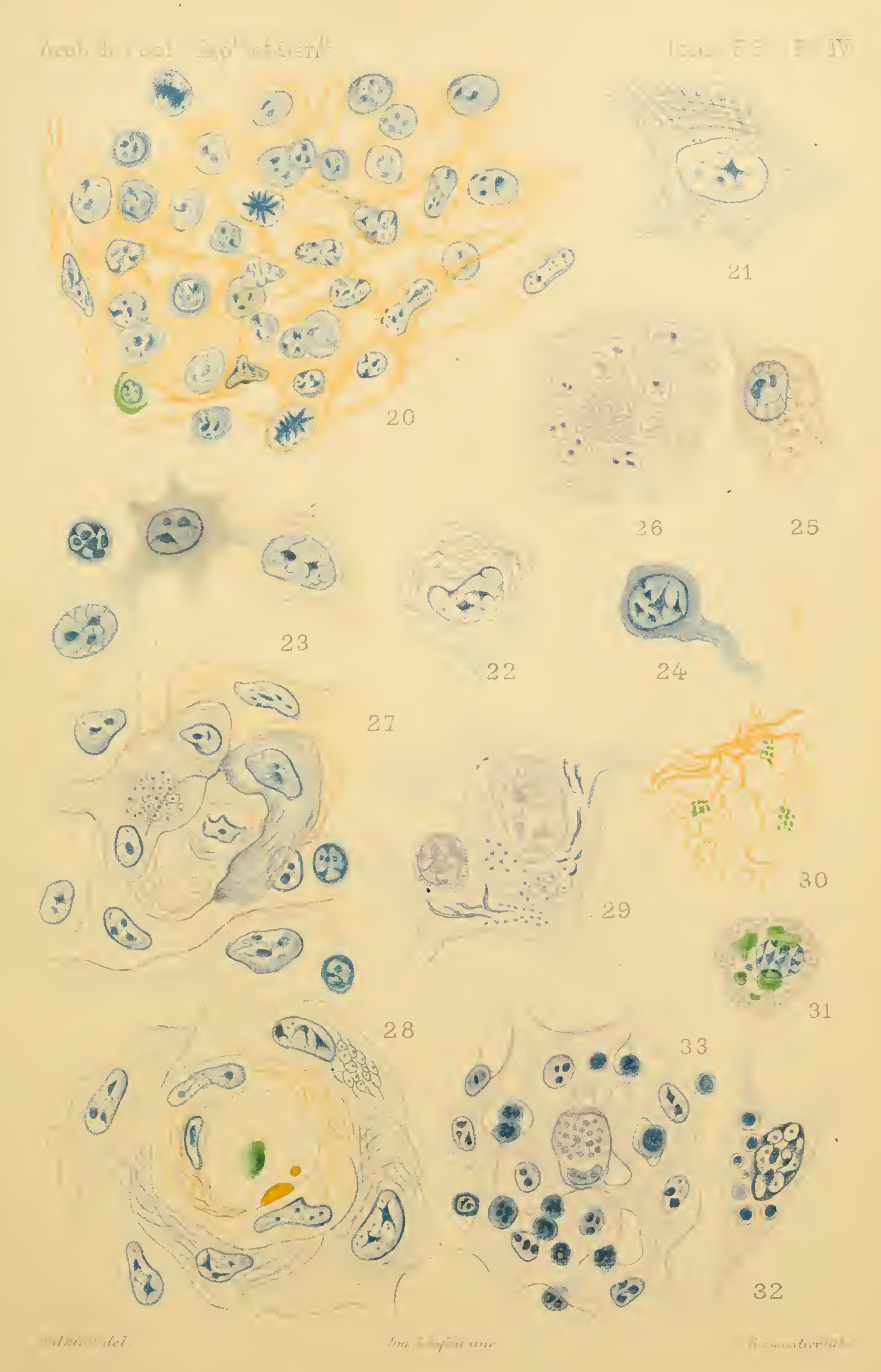
Phototypie Berthaud, Paris

STADES LARVAIRES D'ADELURA GAITANI



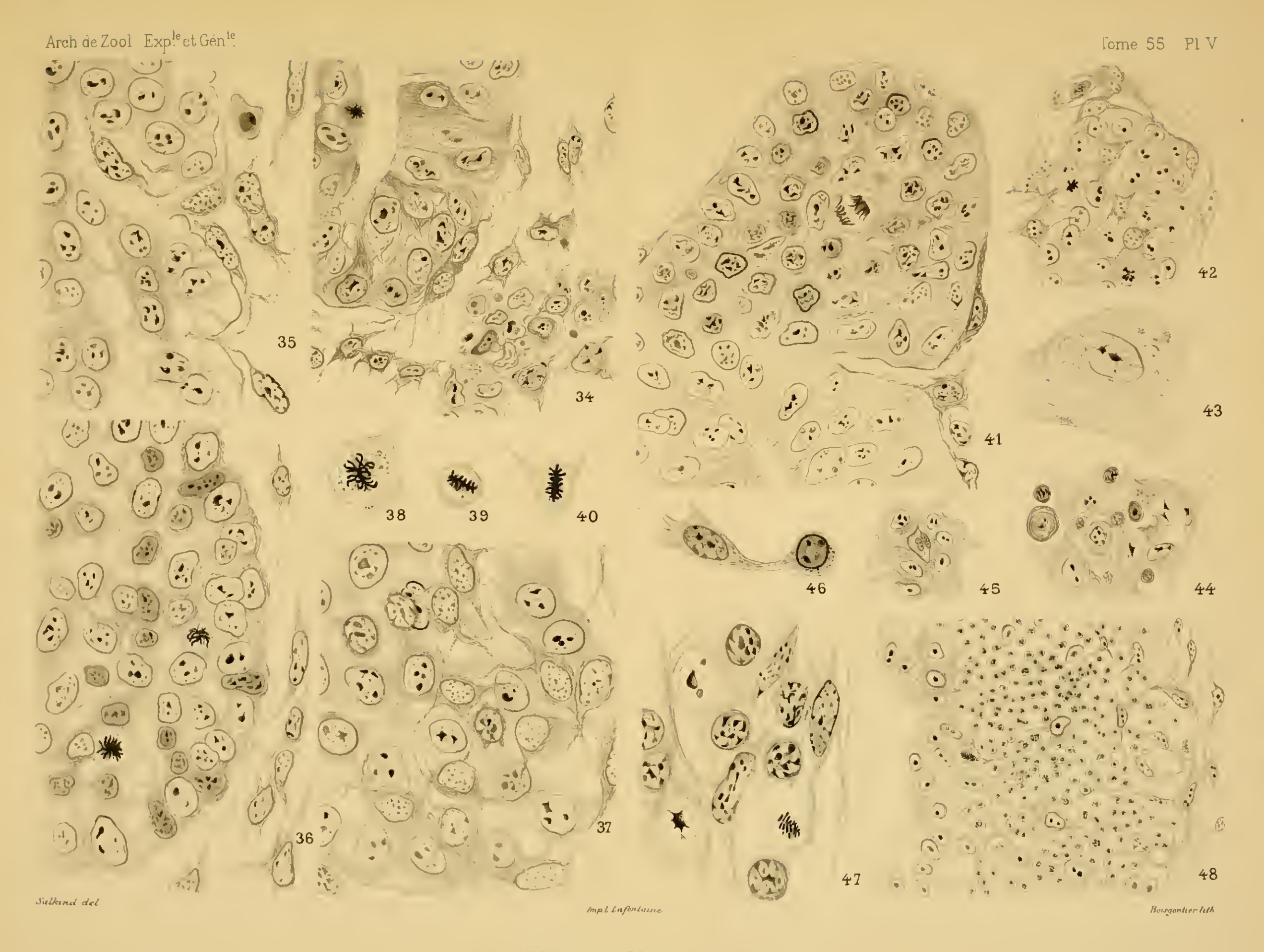
CULTURES DE THYROÏDE.





del. | Imp. Lafont aine | lith.

HISTOLOGIE DU THYMUS

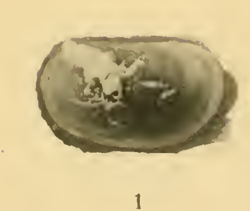


Salkind del.

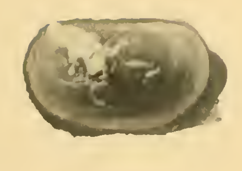
Impl. Lafontaine

Bougoutier lith.

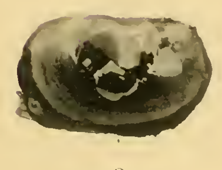
HISTOLOGIE DU THYMUS.



1



1′



2



2′



3



3′



4

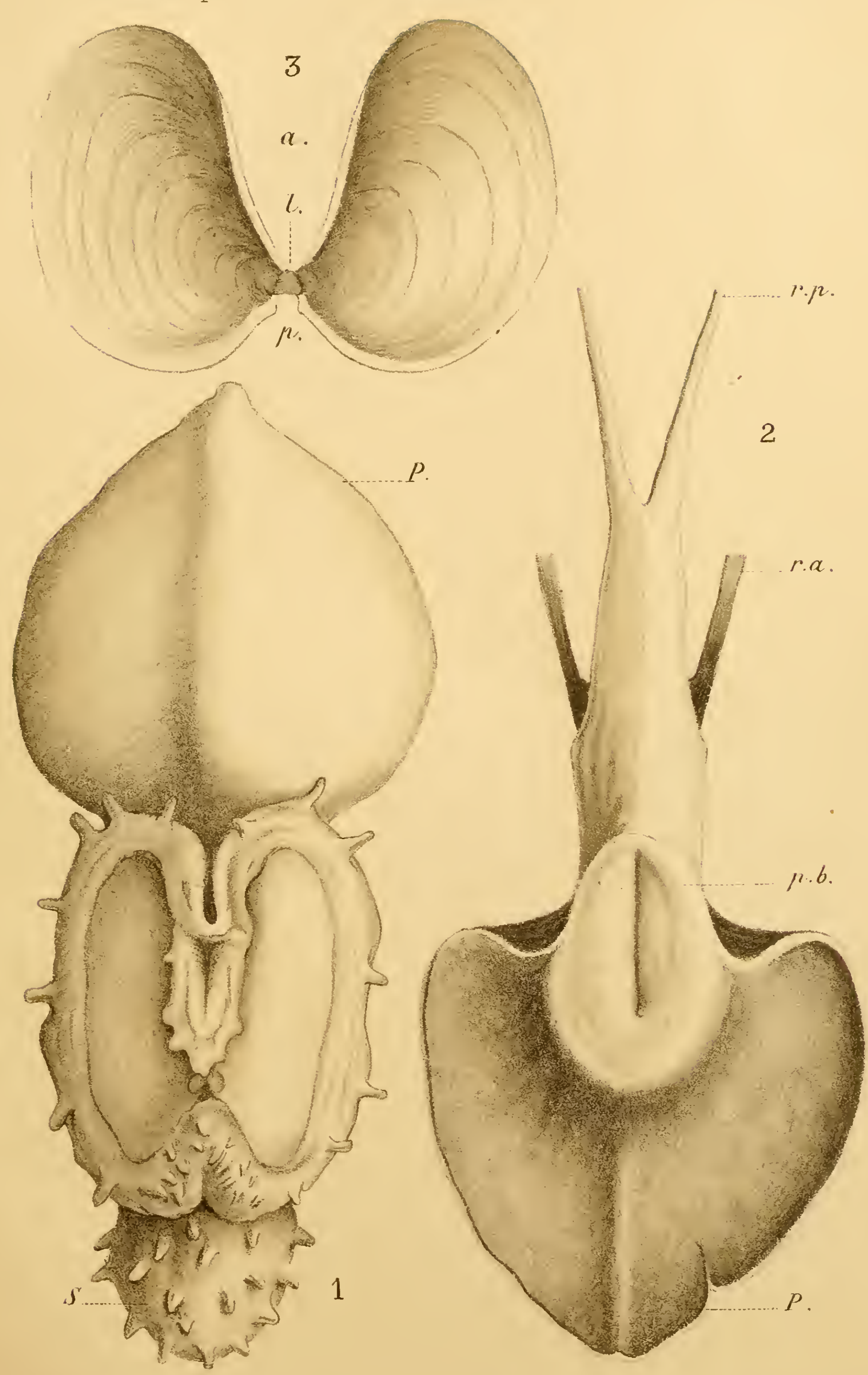


4′

J. Cintract, phot.

Imp. Catala, Paris.

ENTOVALVA PIERSERI

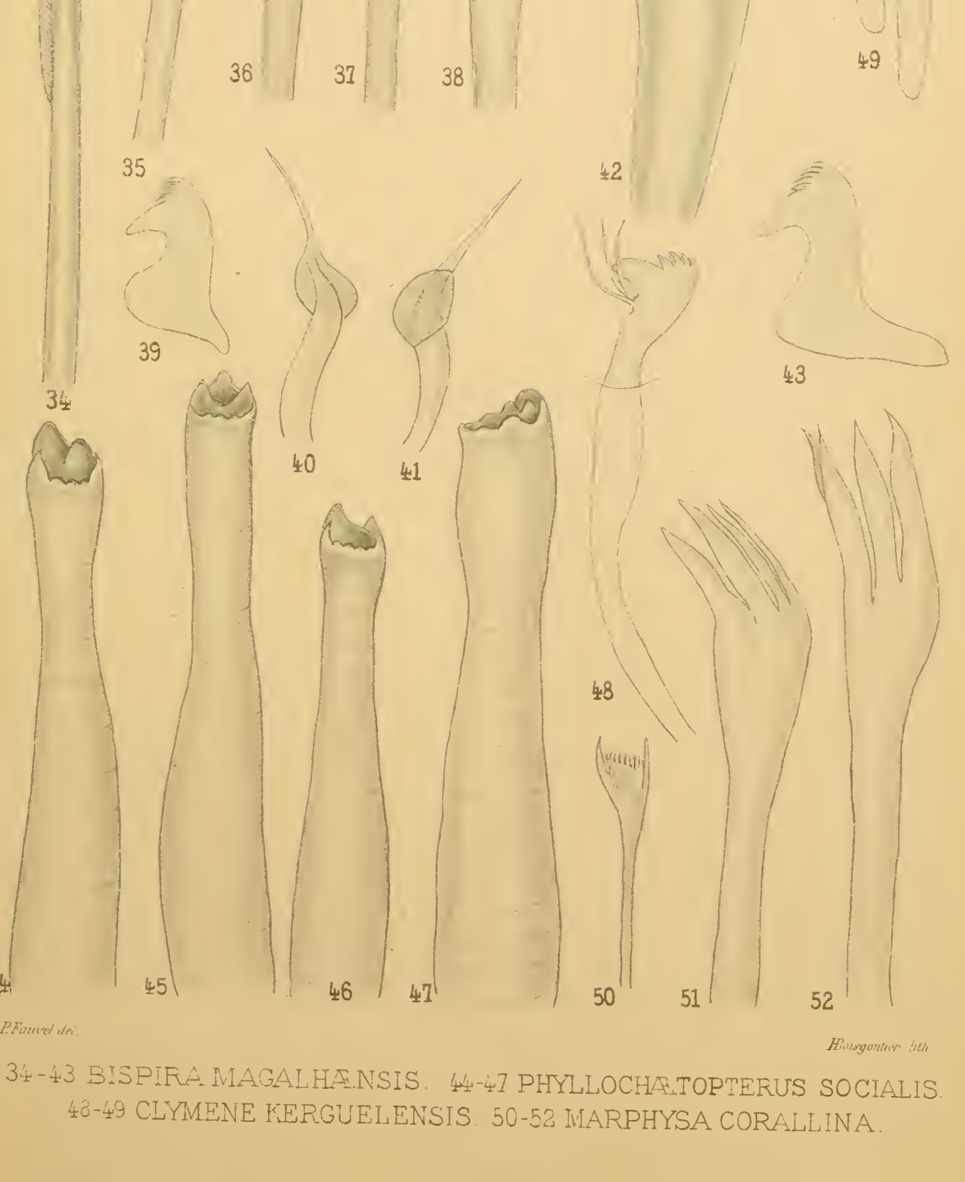


Anthony del. Boisgontier, Paris.

ENTOVALVA PERRIERI.



NEPHTHYS MACRURA 4-7 P...MILLA ANTARCTICA 8-9 HARMOTHOE SPINOSA 10-11 HERMADION MAGALHÆNSIS 12 CIRRATULUS CIRRA...
POLYDORA POLYBRANCHIA 21-22 PLATYNEREIS MAGALHÆNSIS 23-25 SCOLOPLOS KERGUELENSIS 26-33 NAINEREIS MARGINATA



34-43 BISPIRA MAGALHÆNSIS. 44-47 PHYLLOCHÆTOPTERUS SOCIALIS.
48-49 CLYMENE KERGUELENSIS. 50-52 MARPHYSA CORALLINA.



A Dautel_del

Imp. F. Champenois Paris.

IXODIDÉS

10928

